



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS Y
COMPUESTOS BIOACTIVOS DE GUAYABA
(*Psidium guajava* L.) EN LA PROVINCIA DE
VÉLEZ, SANTANDER-COLOMBIA**

María Elena Solarte Cruz

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias
Posgrado en Biología
Programa de doctorado en Ciencias Biológicas
Bogotá, D. C. 2013

ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS Y COMPUESTOS BIOACTIVOS DE GUAYABA (*Psidiumguajava*L.) EN LA PROVINCIA DE VÉLEZ, SANTANDER-COLOMBIA

María Elena Solarte Cruz

M.Sc. Fisiología Vegetal

Trabajo de grado presentado para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas

Dirigido por:

Luz Marina Melgarejo. Dr. Sci

Asesor estadístico:

Orlando MartínezPh.D

Línea de Investigación en Biodiversidad y Conservación

Grupo de Investigación en Fisiología del estrés y Biodiversidad en plantas y
microorganismos

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias

Posgrado en Biología

Programa de doctorado en Ciencias Biológicas

Bogotá, D. C. 2013

“El presidente de tesis y el consejo examinador, no serán responsables de las ideas emitidas por el autor”.

(Artículo 217 de los Estatutos de la Universidad Nacional de Colombia)

ESTE DOCUMENTO COMPRENDE CUATRO (4) CAPÍTULOS CUYO FORMATO INDIVIDUAL ES DE ARTÍCULO CIENTÍFICO: INTRODUCCIÓN, MÉTODOS, RESULTADOS Y DISCUSIÓN, CONCLUSIONES Y LITERATURA CITADA EN CADA UNO DE ELLOS. DEBIDO A ESTO ALGUNAS DEFINICIONES Y REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS PUEDEN ESTAR REPETIDAS. ESTE DOCUMENTO SE AJUSTA A LOS ARTÍCULOS 27 Y 30 DEL CAPÍTULO 5, **ACUERDO NÚMERO 020 DE 2001**, LOS CUALES REGLAMENTAN LOS TRABAJOS DE TESIS DE DOCTORADO DENTRO DE LOS ESTUDIOS DE POSGRADO DE LA UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA.

A Juan David, Camilo José, Belisario
Por ser el motivo, por su amor, apoyo, estímulo y sacrificio

A mis padres y hermanas por su apoyo y por tenerlos conmigo

A Dios

Agradecimientos

Este trabajo fue posible gracias a la financiación por parte del Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural mediante el proyecto “caracterización ecofisiológica de Guayaba por función de uso”, y a la colaboración de las siguientes personas y entidades:

Dra. Luz Marina Melgarejo, por la dirección de tesis, su orientación, amistad, apoyo y paciencia. Profesora Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.

Dr. Hernán Mauricio Romero, por la asesoría de tesis y por sus conocimientos. Profesor Departamento de Biología, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia

Dra. María Soledad Hernández, Juan Pablo Trujillo, quienes han apoyado el desarrollo de este trabajo y por sus valiosos aportes al escrito del capítulo 4.

Dr. Orlando Martínez W, por la asesoría estadística. Y por compartir su conocimiento Profesor pensionado, Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de Colombia

A la Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, y amigos que transitaron por el Laboratorio de fisiología y bioquímica vegetal, en especial a Leonardo Moreno, Marisol Cruz, Yadira Andrea Rojas, Jhoana Cantillo, Cristhian Bayona, Diego Suarez, Mauricio Oliveros, Sara Colmenares, Laura Pérez, Yuli Paola Valencia. Universidad Nacional de Colombia.

A los pasantes del proyecto caracterización ecofisiológica de Guayaba por función de uso: Yadira Andrea Rojas, Rubén Jurado, Laura Flórez, Magda Palacios, Alejandra Kopp.

A Cenipalma, Profesor Hernán Mauricio Romero, Cristian Bayona, Carlos Aucique, Sara Colmenares. Por su apoyo y acompañamiento de una parte del trabajo de campo y facilitarlos el Irga.

Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, CORPOICA, C.I. CIMPA en Especial a Orlando Insuasty, William Barbosa, Eugenio Kopp, Antonio Bayona por su apoyo en la Sede Barbosa.

A los señores Alicia Morales y su esposo finca las Alicia, Isaias Herreño, finca el Triunfo, Marco Fidel Santamaria, Finca Varsovia y Beatriz Sotomayor, Sandra y Luz Elena Saenz,

finca las Charas, por su gran hospitalidad y amistad y por permitirnos durante casi tres años trabajar en sus tierras

A todas las demás personas que difícilmente puedo enumerar y agradecer pero que también contribuyeron a la terminación exitosa de este trabajo.

Resumen

Los frutales tropicales promisorios constituyen un campo de la diversidad biológica agrícola colombiana poco estudiado y subutilizado. La guayaba (*Psidium guajava*) es un frutal tropical representante de este grupo; que presenta una amplia variabilidad en sus características morfológicas, fisiológicas y agronómicas. En la provincia de Vélez Santander la guayaba se cultiva de forma semisilvestre que aporta un gran volumen de la producción nacional y contrasta con los sistemas más tecnificados en otras partes del país. El cultivo semisilvestre y la agroindustria de guayaba común presentan un marcado retraso tecnológico que afecta su competitividad en los mercados nacionales e internacionales por los bajos rendimientos del cultivo, deficiencia en la calidad e inestabilidad de los precios de la fruta y sus productos (Corpoica 2006). Además de lo anterior, no existe un conocimiento claro del comportamiento fisiológico de esta especie en relación a los factores ambientales y de manejo agrícola que permitan establecer las condiciones más apropiadas para alcanzar una mayor producción y calidad de la fruta.

En este estudio se realizó una evaluación de la fisiología, fenología, crecimiento y desarrollo del fruto, calidad nutricional y Vitamina C como compuesto funcional de cuatro variedades de guayaba cultivadas en la provincia de Vélez los materiales Regional Roja (RR), Regional Blanca (RB), Guavatá Victoria (GV) y Ráquira Blanca (RQ). El estudio se desarrolló en los municipios de Vélez (1800 m), Puente Nacional (1650 m) y Barbosa (1550 m) donde se evaluaron, durante los años 2008 y 2009. Se estableció la respuesta ecofisiológica de *P. guajava* bajo los diferentes ambientes locales. Se realizaron registros de las condiciones del microclima. Se evaluó la ecofisiología de *P. guajava* a través de cursos diarios de la tasa de transpiración (E), conductancia estomática (g_s), tasa fotosintética (A_N), potencial hídrico (Ψ) y fluorescencia de la clorofila F_v/F_m , ϕ PSII y ETR. Se realizaron curvas $A/PPFD$ y A/C_i , se establecieron los parámetros A_{max} , PCL , PSL , ϕ PSII, usando el modelo de Michaelis-Menten y parámetros de limitación bioquímica de la fotosíntesis V_{cmax} , J_{max} y TPU a través del modelo FVC. Se realizó un seguimiento fenológico, del crecimiento del fruto y determinación del rendimiento. Se evaluó la fisiología y calidad del fruto en cada material y localidad a través de la determinación del contenido de azúcares, el contenido de vitamina C y ácidos orgánicos. Se encontró una fuerte influencia climática en la fenología y especialmente en el

desarrollo productivo. La tasa fotosintética fue baja en comparación con otros frutales, La fotosíntesis fue mayor en la época húmeda que en la seca y fue independiente del potencial hídrico foliar, La fotosíntesis estuvo limitada por cierre estomático durante la mañana pero se encontraron limitaciones no estomáticas en la tarde, mostrando una posible fotoinhibición dinámica. El desempeño fisiológico de los genotipos permitió determinar una mayor adaptación de GV en la localidad de Bar, RR en Vel y RB en PN, estos resultados también se vieron reflejados en el rendimiento que fue mayor en GV de Bar, RR en Vel y Bar y RB en PN. En general el rendimiento fue muy bajo en comparación con el promedio nacional o internacional. El ciclo de crecimiento del fruto es de 160-180 días con un patrón sigmoideal simple. La interacción genotipo x ambiente afecto la calidad del fruto particularmente el peso del fruto, el desarrollo del color y el contenido de ácidos orgánicos fueron afectados por el ambiente. A alta altitud, el contenido de sacarosa y el peso del fruto decrecen, pero el contenido de ácidos orgánicos incrementa. La fisiología del fruto permitió determinar el carácter climatérico y la baja producción de etileno durante la maduración. La guayaba de la zona presenta altos contenidos de Vitamina C (principalmente Regional Blanca de Vélez) y azúcares (especialmente Ráquira Blanca en Vélez y Barbosa), comparados con variedades Brasileñas y Mexicanas.

Con el fin de mejorar el rendimiento y maximizar las condiciones climáticas de la zona como la radiación, la temperatura y el potencial hídrico se deben aplicar tecnologías de manejo integral del cultivo que tengan en cuenta la densidad de siembra, el manejo de la arquitectura del dosel a través de podas, la fertilización y control integrado de plagas.

Palabras clave: *Psidium guajava*, ecofisiología, fenología, crecimiento del fruto, bioquímica del fruto.

Abstract

The promising tropical fruit, such as guava (*Psidium guajava*) is a field of Colombian agricultural biodiversity understudied and underutilized. This species has a wide variability in their morphological, physiological and agronomic. While in the province of Vélez, Santander guava is grown in a semi-wild provides a large volume of domestic production in contrast to the most sophisticated systems in other parts of the country. Farming and agrobusiness semi-wild common guava has a marked technological backwardness that affects their competitiveness in domestic and international markets by low crop yields, quality deficiency and instability of prices of fruit and its products. Besides the above, there is no clear understanding of the physiological behavior of this species in relation to environmental factors and agricultural management to establish the most appropriate conditions to achieve higher production and fruit quality.

In this study, an evaluation of the physiology, phenology, growth, fruit development, nutritional quality and functional compound such as Vitamin C of four guava varieties grown in the province of Vélez Regional materials Red (RR), Regional White (RB), Guavatá Victoria (GV) and Ráquira Blanca (RQ). The study was conducted in the municipalities of Vélez (1800 m), Puente Nacional (1650 m) and Barbosa (1550 m) which were evaluated during 2008 and 2009. Was established ecophysiological response of *P. guajava* under different local environments. Records were made microclimate conditions. We evaluated the ecophysiology through courses guajava daily transpiration rate (E), stomatal conductance (gs), photosynthetic rate (AN), water potential (Ψ) and chlorophyll fluorescence F_v / F_m , ϕ PSII and ETR curves were $A / PPFD$ and A / C_i , A_{max} parameters were established, PCL, PSL, ϕ PSII, using the Michaelis Menten model parameters and biochemical limitations of photosynthesis: VC_{max} , J_{max} and TPU through FVBC model. Phenological were followed, the fruit growth and yield determination. Evaluated physiology and fruit quality in each material and location through the determination of sugar content, the content of vitamin C and organic acids. We found a strong influence in phenology and climate especially productive development. Photosynthetic rate was low compared with other fruit, photosynthesis was higher in the wet season than in the dry and was independent of leaf water potential, photosynthesis was limited by stomatal closure during the morning but not stomatal limitations were found in

the afternoon, showing a possible dynamic photoinhibition. The physiological performance of genotypes determined an increased adaptation of GV in the locate of Bar, RR in Vel and RB in PN, these results were also reflected in the yield was higher in GV Bar, RR Vel and Bar and RB in PN. Overall yield was very low compared to the national average or international. The growth cycle of the fruit is 160-180 days with a simple sigmoidal pattern. The genotype x environment interaction affect fruit quality particularly fruit weight, color development and organic acid content were affected by the environment. At high altitudes, the sucrose content of the fruit and the weight decrease, but the organic acid content increases. The physiology of fruit climacteric determined the character and low ethylene production during ripening. The guava of area has high content of vitamin C (mainly Regional Vélez White) and sugars (especially Ráquira Blanca Velez and Barbosa), compared with Brazilian and Mexican varieties.

In order to improve performance and maximize the climatic conditions of the area as radiation, temperature and water potential should apply technologies integrated crop management that take into account the density of planting, managing canopy architecture by pruning, fertilization and integrated pest management.

Key words: *Psidium guajava*, ecophysiology, Phenology, Fruit growth, fruit biochemistry

Contenido

	Pág.
Agradecimientos	v
Resumen	vii
Abstract.....	ix
Lista de Tablas	xiv
Lista de Figuras.....	xvi
Lista de abreviaturas y símbolos.....	xx
1. Capítulo 1. Introducción General	1
1.1 Estado actual del problema	2
1.2 Hipótesis y Objetivos	3
1.3 Revisión teórica	4
1.3.1 Ecofisiología de plantas.....	4
1.3.2 Ecofisiología y producción.....	5
1.3.3 Fenología.....	7
1.4 Estado actual del conocimiento en <i>Psidium guajava</i>	8
1.4.1 Descripción botánica.....	8
1.4.2 Variedades.....	9
1.4.3 Suelo y requerimiento climático.....	10
1.4.4 Actividades culturales.....	11
1.4.5 Aspectos fisiológicos.....	12
1.4.6 Crecimiento y fenología de la planta.....	13
1.4.7 Crecimiento del fruto.....	14
1.4.8 Fisiología del fruto.....	14
1.4.9 Cambios bioquímicos durante la maduración.....	15
1.4.10 Aspectos nutricionales y compuestos bioactivos.....	17
1.5 Referencias	18
Capítulo 2. Ecofisiología de genotipos locales colombianos de <i>Psidium guajava</i> L.....	27
2.1 Resumen	27
2.2 Abstract	28
2.3 Introducción	28
2.4 Materiales y métodos	31
2.4.1 Area, período de estudio, ambiente de crecimiento y material vegetal.....	31

4.1 Abstract	102
4.2 Introduction	103
4.3 Materials and methods	104
4.3.1 Plant material and fruit sampling.....	104
4.3.2 Environmental measurements.....	104
4.3.3 Fruit weight and skin color.....	105
4.3.4 Soluble sugars.....	106
4.3.5 Ascorbic acid and organic acids.....	106
4.3.6. Statistical analysis.....	106
4.4 RESULTS	107
4.4.1 Genotype and environment interaction with fruit quality traits during development an ripenig.....	107
4.4.2 Relationship between quality traits and environmental factors by stepwise linear regression.....	112
4.5 Discussion	114
4.6 Conclusions	117
4.7 References	117
5. Capitulo 5. Consideraciones finales y conclusiones.....	123

Lista de Tablas

	Pág.
Tabla 1-1: Características principales de la fruta de variedades de <i>Psidium guajava</i> L. seleccionadas para Colombia (Adaptado de Lozano <i>et al.</i> , 2002).....	10
Tabla 1-2: Composición nutricional de frutos de Guayaba (Wilson 1980).....	18
Tabla 2.1 Variables ambientales durante el período de estudio época de junio (jun) y noviembre (Nov) de 2008 y 2009 en las localidades de Barbosa, Puente Nacional y Vélez, Santander, Colombia. HR, humedad relativa, PAR radiación fotosintéticamente activa, DPV déficit de presión de vapor.....	35
Tabla 2.2 Modelos de regresión lineal paso a paso de las características fisiológicas: fotosíntesis neta (A_{net}), conductancia estomática (g_s), rendimiento cuántico del PSII (Φ_{PSII}), eficiencia fotoquímica potencial del PSII (F_v/F_m), P precipitación, DPV Déficit de presión de vapor, Tl temperatura de la hoja; PPFD Densidad de flujo fotónico fotosintético, obtenidos de tres genotipos de guayaba bajo tres ambientes. Se muestra el R^2 y la significancia. Probabilidades $P < 0.05$ *, $P < 0.01$ **, $P < 0.001$ ***; ns = no-significativo	41
Tabla 2.3 Valores estimados de las ecuaciones de regresión para curvas A/PPFD. Los valores muestran las medias obtenidas a partir de tres curvas. Letras iguales no hay diferencias entre medias (test Tukey 0,05), de los materiales de guayaba Regional Roja (RR), Regional Blanca (RB) y Guavatá Victoria (GV). Localidades Bar: Barbosa, PN: Puente Nacional, Vel: Vélez. A_{max} : fotosíntesis máxima, PSL : Punto de saturación lumínica, PCL : punto de compensación lumínica, ϕ : Eficiencia cuántica aparente, R_d : Respiración oscura.....	49
Tabla 3.1 Descripción de los estados principales y algunos de los estados secundarios (segundo dígito) de la fenología reproductiva de guayaba de acuerdo a los códigos BBCH, escala de 0 a 9	74
Tabla 3.2. Parámetros de los modelos que mejor estiman el crecimiento del fruto de guayaba, con el peso fresco, peso seco, diámetro longitudinal y diámetro transversal como variables de respuesta, en los genotipos Regional Roja (RR), Regional Blanca (RB) y Guavatá Victoria (GV) de tres localidades de la provincia de Vélez. R^2 : Coeficiente de determinación; significancia $P < 0.001$; CME: cuadrado medio del error.....	93
Table 4.1. Mean of environmental variables measured during guava fruit ripening in different locations of Colombia during the harvest season 2009-2010.....	105

Table 4.2. Mean of fruit weight (n= 10; in g) growing in three different environments (see Table 4.1). The mean genotype effect and the two-way interaction genotype x environment were significant at $P < 0.0001$. Means followed by different letters within columns were significant at $P = 0.05$ according to a Tukey HSD all-pairwise comparisons test.....	108
Table 4.3.Means stage of sugar and organic acid content (n= 3; in mg.100 g ⁻¹ FW pulp) of different genotype growing in different environments in Colombia. Genotypes were: GV, Guavatá Victoria; RB, Regional Blanca; RQ, Ráquira Blanca; RR, Regional Roja. Means of each environment followed by different letters were significant at $P = 0.05$ according to a Tukey HSD test.....	111
Table 4.4 Stepwise linear regression model of guava physical and biochemical traits (mg.100 g ⁻¹ FWpulp) obtained from two genotypes under three environments showing significance dependence on the environmental factors measured. The model for sucrose was non-significant. Probabilities: *, 0.05; **, 0.01, ***, 0.001; ns= non-significant.	113
Table 4.5. Stepwise linear regression model of guava physical and biochemical traits (mg.100 g ⁻¹ FWpulp) obtained from two genotypes under three environments showing significance depending on the environmental factors measured. Both models for fructose and glucose were non-significant. Probabilities: *, 0.05; **, 0.01, ***, 0.001; ns= non-significant.	114
Supplementary Table 1. Analysis of variance showing means squares (<i>MS</i>), and probabilities according to an F-test for guava skin color coordinates. G= genotype, E= environment, S= stage, G x E= genotype x environment interaction, G x S= genotype x stage, E x S = environment x stage, G x E x S is the three-way interaction. Probabilities: *, 0.05; **, 0.01, ***, 0.001. df, degrees of freedom.	121
Supplementary Table 2. Analysis of variance showing, degrees of freedom (df), means squares (<i>MS</i>), and probabilities according to a F-test for guava soluble sugar and organic acid traits. G= genotype, E= environment, S= stage, G x E= genotype x environment interaction, G x S= genotype x stage, E x S = environment x stage, G x E x S is the three-way interaction. Probabilities: *, 0.05; **, 0.01, ***, 0.001.....	122

Lista de Figuras

Pág.

Figura 2.1: Potencial hídrico de la hoja de los genotipos Guavatá Victoria GV, Regional Blanca RB, Regional Roja RR, (n= 12) a las 3:00 (3) y 12:00 (12) horas en Barbosa (A), Puente Nacional (B), Vélez (C). Durante junio y noviembre de los años 2008 y 2009. Promedios por época año (D). ψ (potencial hídrico foliar en MPa) 36

Figura 2.2: Comportamiento de intercambio de gases y fotoquímica de los genotipos Guavatá Victoria GV, Regional Blanca RB, Regional Roja RR, (n= 12) en Barbosa, Puente Nacional y Vélez. Época húmeda noviembre y seca junio de 2009. A: Tasa de fotosíntesis, g_s : conductancia estomática, C_i : concentración intercelular de CO_2 , UEA: uso eficiente del agua, F_v/F_m : eficiencia fotoquímica potencial del fotosistema II (PSII), $\phi PSII$: eficiencia cuántica del fotosistema II, ETR: Tasa de transporte de electrones. Todos son valores medios tomados entre las 7:00 y 12:00 horas de las tres localidades Barbosa, Puente Nacional y Vélez..... 38

Figura 2.3 Correlaciones de Pearson comparando variables de intercambio de gases y fotoquímico con factores ambientales de Junio de los materiales Guavatá Victoria GV, Regional Blanca RB, Regional Roja RR, (n= 12) en Barbosa, Puente Nacional y Vélez. Se presenta el valor de R^2 y la probabilidad $P < 0.05$ (*), $P < 0.01$ (**), $P < 0.001$ (***), las correlaciones que no muestran estos valores no fueron significativas ($P > 0.05$). A: Tasa de fotosíntesis ($\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), E : Tasa de transpiración ($\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), *Eficiencia*: $\phi PSII$, eficiencia cuántica del fotosistema II, g_s : conductancia estomática ($\text{mol}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), C_i : concentración intercelular de CO_2 , F_v/F_m : Eficiencia cuántica potencial del fotosistema II, *Tamin*: Temperatura mínima del aire ($^{\circ}\text{C}$), *Tl*: temperatura de la hoja ($^{\circ}\text{C}$), *Ta*: temperatura media del ambiente, *rain*: Precipitación (mm), *PAR*: Radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol de fotones}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), *RH*: humedad relativa del ambiente (%), *DPV*: déficit de presión de vapor (kPa)..... 39

Figura 2.4 Correlaciones de Pearson asociando variables de intercambio de gases y fotoquímica con factores ambientales. Época húmeda noviembre. Materiales Guavatá Victoria GV, Regional Blanca RB, Regional Roja RR, (n= 12) en Barbosa, Puente Nacional y Vélez. Se presenta el valor de R^2 y la probabilidad $P < 0.05$ (*), $P < 0.01$ (**), $P < 0.001$ (***), las correlaciones que no muestran estos valores no fueron significativas ($P > 0.05$). A: Tasa de fotosíntesis ($\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), E : Tasa de transpiración ($\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), *Eficiencia*: $\phi PSII$, eficiencia cuántica del fotosistema II, g_s : conductancia estomática ($\text{mol}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), C_i : concentración intercelular de CO_2 , F_v/F_m : Eficiencia cuántica potencial del fotosistema II, *Tamin*: Temperatura mínima del aire ($^{\circ}\text{C}$), *Tl*: temperatura de la hoja ($^{\circ}\text{C}$), *Ta*: temperatura media del ambiente, *rain*: Precipitación (mm), *PAR*: Radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol de fotones}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), *RH*: humedad relativa del ambiente (%), *DPV*: déficit de presión de vapor (kPa)..... 40

Figura 2-5: Cambios diurnos en PPFD, Temperatura del aire (T_a) y humedad relativa en dos días por localidad correspondientes a los días en donde se realizaron las mediciones fisiológicas. Barbosa (Bar) Puente Nacional (PN) y Vélez (Vel) durante la época húmeda (noviembre) y seca (junio) cuando se hicieron las mediciones de intercambio de gases y fluorescencia de la clorofila de las hojas.	43
Figura 2-6: Media \pm ES de cambios diurnos de A_{net} , gs, C_i , E. Cuadro izquierdo (Bar: Barbosa), medio (PN: Puente Nacional) y derecho (Vel: Vélez). De tres materiales de guayaba GV rombos, RB círculos y RR triángulos durante dos días en noviembre (líneas sólidas de color negro) y junio (líneas punteada color gris). La radiación incidente fluctuó entre 200 y 500 μmol de foton $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$	45
Figura 2.7 Media \pm ES de cambios diurnos de ϕ_{PSII} y ETR. Cuadro izquierdo (Bar: Barbosa) medio (PN: Puente Nacional) y derecho (Vel: Vélez). De tres materiales de guayaba Guavatá Victoria GV rombos, Regional Blanca RB círculos y Regional Roja RR triángulos durante dos días en noviembre (línea sólida de color negro) y junio (línea punteada color gris). (2008-2009).	46
Figura 2.8 Media \pm ES de cambios diurnos de potencial hídrico foliar ψ . Cuadro superior (Bar: Barbosa) medio (PN: Puente Nacional) e inferior (Vel: Vélez). De tres materiales de guayaba GV rombos, RB círculos y RR triángulos durante dos días en noviembre línea solida (izquierda) de color negro y junio línea punteada color gris (derecha) (2008-2009).	47
Figura 2.9 Respuesta fotosintética a la luz de RR, RB y GV, en los ambientes Barbosa (Bar), Puente Nacional (PN) y Vélez (Vel). Los puntos corresponden a la media \pm ES de tres mediciones. Las funciones de las curvas son basadas en el modelo Michaelis-Menten.	48
Figura 2.10: Media \pm ES de cambios diurnos de fotosíntesis a saturación (A_{sat}), conductancia estomática (gs), transpiración (E) y Temperatura de la hoja (T_h). Cuadro izquierdo (Bar) medio (PN) y derecho (Vel). De tres materiales de guayaba GV rombos, RB círculos y RR triángulos durante dos días en noviembre (2009). $N=16$ hojas.	50
Figura 2-11: Valores medios de decaimiento fotoquímico ($qP(A)$), decaimiento no fotoquímico (NPQ (B)), tasa de transporte de electrones (ETR (C)), fluorescencia basal (F_o (D)), eficiencia cuántica del PSII (ϕ_{PSII} (E)) y eficiencia fotoquímica del PSII (F_v/F_m (F)). Medidas a 8000 $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en los materiales de guayaba GV (blanco), RB (negro) y RB (gris) en las localidades de Barbosa (Bar), Puente Nacional (PN) y Vélez (Vel). Los valores representan la media de 16 mediciones \pm error estandar. Tomadas en el mes de junio. Medias con la misma letra no son diferentes $P<0.05$, Prueba de Tuckey.	51
Figura 2-12: Media \pm ES de fotosíntesis a saturación (A_{sat}), conductancia estomática (gs), uso eficiente del agua (UEA) y Concentración intercelular de CO_2 , en relación al estado fenológico, rama con frutos verdes (FV), frutos en madurez fisiológica (FMF), y frutos maduros (FM). Cuadro izquierdo (Bar) medio (PN) y derecho (Vel). De tres materiales de guayaba GV rombos, RB círculos y RR triángulos durante dos días en noviembre (2009).	52
Figura 2.13 Correlación de Pearson comparando variables de intercambio de gases en relación a la etapa fenológica, de los materiales Guavatá Victoria GV, Regional Blanca RB, Regional Roja RR, ($n=12$) en Barbosa, Puente Nacional y Vélez. Se presenta el valor de R^2 y la probabilidad $P<0.05$ (*), $P<0.01$ (**), $P<0.001$ (***) , las correlaciones que no muestran estos valores no fueron significativas ($P>0.05$).	54

Figura 3.1. Algunos de los estados de crecimiento fenológico reproductivo de <i>Psidium guajava</i> de la hoya del río Suárez. Escala BBCH.	75
Figura 3.2 Cambios estacionales de eventos reproductivos de plantas de <i>Psidium guajava</i> genotipos locales Guavatá Victoria (GV), Regional Blanca (RB) y Regional Roja (RR). Medias \pm ES, en cinco árboles (4-8 ramas por árbol) por genotipo. Localidad Barbosa.	79
Figura 3.3 Cambios estacionales de eventos reproductivos de plantas de <i>Psidium guajava</i> genotipos locales Guavatá Victoria (GV), Regional Blanca (RB) y Regional Roja (RR). Medias \pm ES, en cinco árboles (4-8 ramas por árbol) por genotipo. Localidad Puente Nacional.	80
Figura 3.4 Cambios estacionales de eventos reproductivos de plantas de <i>Psidium guajava</i> genotipos locales Guavatá Victoria (GV), Regional Blanca (RB) y Regional Roja (RR). Medias \pm ES, en cinco árboles (4-8 ramas por árbol) por genotipo. Localidad Vélez.	81
Figura 3.5 Requerimientos de temperatura de diferentes eventos fenológicos de guayaba GV (A), RB (B), y RR (C), letras en el eje de las x indica el nombre del evento (Y: yemas, Fl: flor, FC: fruto cuajado, FV: fruto verde, FMF: fruto madurez fisiológica, FM: fruto maduro), los números en paréntesis, corresponden al código BBCH.	83
Figura 3.6 Correlaciones de Pearson de los eventos fenológicos, No.de yemas (Y), No. de flores (F), No. de fruto cuajado (FC), No. fruto verde (FV), No. fruto en madurez fisiológica (FMF) y No. fruto maduro con precipitación (P), temperatura media del aire (Tmed), temperatura máxima (Tmax) y temperatura mínima (Tmin), del mes correspondiente al evento fenológico, en los materiales GV, RB, y RR de la localidad de Barbosa (n=21).	84
Figura 3.7 Correlaciones de Pearson de los eventos fenológicos, No.de yemas (Y), No. de flores (F), No. de fruto cuajado (FC), No. fruto verde (FV), No. fruto en madurez fisiológica (FMF) y No. fruto maduro con precipitación (P), temperatura media del aire (Tmed), temperatura máxima (Tmax) y temperatura mínima (Tmin), del mes correspondiente al evento fenológico, en los materiales GV, RB, y RR de la localidad de Barbosa (n=21).	85
Figura 3.8 Correlaciones de Pearson de los eventos fenológicos, No.de yemas (Y), No. de flores (F), No. de fruto cuajado (FC), No. fruto verde (FV), No. fruto en madurez fisiológica (FMF) y No. fruto maduro con precipitación (P), temperatura media del aire (Tmed), temperatura máxima (Tmax) y temperatura mínima (Tmin), del mes correspondiente al evento fenológico, en los materiales GV, RB, y RR de la localidad de Vélez (n=21).	86
Figura 3.9. Curva de crecimiento ajustada de guayaba, Guavatá Victoria (modelo logístico) para peso fresco y seco en tres localidades Barbosa (A, B) Puente Nacional (C, D) y Vélez (E, F).	89
Figura 3.10. Curva de crecimiento ajustada de Regional Blanca (modelo logístico) para peso fresco y seco en tres localidades Barbosa (A, B) Puente Nacional (C, D) y Vélez (E, F).	90
Figura 3.11. Curva de crecimiento ajustada de Regional Roja (modelo logístico) para peso fresco y seco en tres localidades Barbosa (A, B) Puente Nacional (C, D) y Vélez (E, F).	91
Figura 3.12. Rendimiento promedio anual (Kg árbol-1), Número de frutos por árbol y peso de frutos (g) de <i>P. guajava</i> , de los genotipos Guavatá victoria (GV), Regional Blanca (RB) y Regional Roja (RR), en las localidades de Barbosa (Bar), Puente Nacional (PN) y Vélez (Vel) durante los años 2008 y 2009 (n = 5 árboles por genotipo y localidad).	95

Figura 3.13 Correlación entre rendimiento con número de frutos por árbol y peso de fruto, datos promedio de todos los genotipos de guayaba.	96
Figure 4.1. Skin color changes during fruit ripening of the four guava genotype monitored by lightness (L*), chroma (C*) and hue angle (H*) color coordinates. Each point represents the mean \pm SE (n=10). A: Regional Roja, B: Regional Blanca, C: Guavatá Victoria, D: Ráquira Blanca.....	109
Figure 4.2.Carbohydrate contents in fruit of four guava genotype during ripening in the field. Bars are mean \pm SE (n=9).....	110
Figure 4.3.Organic acid content in fruit of four guava genotype during ripening in the field. Bars are mean \pm SE (n=9).....	112

Lista de abreviaturas y símbolos

Capítulo 2

A_{\max}	Fotosíntesis máxima
A_N	Tasa fotosintética
A_{net}	Fotosíntesis neta
A_{sat}	Fotosíntesis a saturación
Bar	Barbosa
C_i	Concentración intercelular de CO_2
E	Tasa de transpiración
Ep	Epoca
ETR	Tasa de transporte de electrones
F	Suelo Franco
Far	Suelo Franco arcilloso
F_m	Fluorescencia máxima
FM	Fruto maduro
FMF	Fruto en madurez fisiológica
F_o	Fluorescencia basal
FV	Fruto verde
F_v	Variable fluorescencia
F_v/F_m	Eficiencia fotoquímica de PSII
F_v'/F_m'	Eficiencia intrínseca de centros de reacción abiertos del PSII
g_s	Conductancia estomática
GV	Genotipo Guavatá Victoria
HR	Humedad relativa
J	Tasa de transporte de electrones
J_{\max}	Transporte de electrones a saturación de PPFD
K_2O	Oxido de potasio
KCl	Cloruro de potasio (V)
NPQ	Decaimiento no fotoquímico
P	Precipitación
P_2O_5	Pentóxido de fósforo
PAR	Radiación fotosintéticamente activa
PCL	Punto de compensación lumínica
PN	Puente Nacional
PPFD	Densidad de flujo fotónico fotosintético

PPFD_{max}	Densidad de flujo fotónico fotosintético máxima
PSII	Fotosistema II
PSL	Punto de saturación lumínica
qP	Decaimiento fotoquímico
RB	Genotipo Regional Blanca
R_d	Respiración oscura
RR	Genotipo Regional Roja
T°	Temperatura
T_a	Temperatura del aire
T_h	Temperatura de la hoja
T_{min}	Temperatura mínima
TPU	Tasa de utilización de las triosas fosfato
UEA	Uso Eficiente del agua
V_{cmax}	Tasa máxima de carboxilación de la Ribulosa 1,5 bifosfato caboxilasa/oxigenasa
Vel	Localidad Vélez
VPD	Déficit de presión de vapor del aire
Ψ_w	Potencial hídrico foliar
Φ_{PSII}	Eficiencia del PSII

Capítulo 3

A	Intensidad de la fenología
B	Rendimiento
Bar	Localidad Barbosa
BBCH	Biologische Bundesanstalt, Bundessortenamt und Chemische Industrie
DI	Diámetro longitudinal
Dt	Diámetro transversal
ENSO	Oscilaciones de baja frecuencia
F	Flores abiertas
FC	Frutos cuajados
FI	Flores
FM	Fruto maduro
FMF	Frutos en madurez fisiológica
FV	Fruto verde
GDD	Grados día acumulados
GV	Guavatá Victoria
P	Precipitación
Pf	Peso fresco
PN	Localidad Puente Nacional
Ps	Peso seco
RB	Regional Blanca
RR	Regional Roja
Tb	Temperatura base

T_{max}	Temperatura máxima
T_{med}	Temperatura media
T_{min}	Temperatura mínima
Vel	Localidad Vélez
Y	Número de yemas

1. Capítulo 1. Introducción General

Actualmente en muchos países productores y consumidores ha incrementado el interés en el beneficio de los frutos tropicales para la dieta humana, de esta manera la demanda mundial de frutas ha crecido notablemente y los precios se han mantenido altos y estables, propiciando un clima ideal para el desarrollo de estos mercados. Así mismo la oferta exportadora de países como Colombia es cada vez más diversificada ya que su posición biogeográfica la ubica dentro de los países con mayor disponibilidad de recursos biogenéticos y gran diversidad de ecosistemas potenciales para una amplia gama de producción. Colombia está dentro de los ocho países con el potencial más grande para incrementar la producción de alimentos en el mundo; actualmente ocupa el puesto 24 como mayor proveedor a nivel mundial según el informe agrícola de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO 2009).

Las ventas en el exterior de productos agroindustriales de Colombia durante el año 2011, excluyendo las del café verde, totalizaron US\$ 4.439 millones lo que significó un crecimiento del 15% con respecto al 2010. Esto se debe a una constante innovación de productos como respuesta a las tendencias mundiales de consumo y la adaptación a los estándares demandados por los mercados internacionales (Proexport 2012). Los fuertes estándares de calidad exigen una investigación enfocada al desarrollo continuo de tecnologías para crear nuevas variedades de frutas, poner en marcha técnicas de producción adaptadas a diferentes climas; igualmente se buscan modos alternativos para el control de plagas, mediante monitoreo que permitan la aplicación de insumos de manera precisa para maximizar su efectividad y limitar al mínimo su uso (Proexport 2004).

Psidium guajava L. (guayaba) se cultiva comercialmente en muchos países tropicales y subtropicales del mundo. El mayor productor de la fruta es India, seguido por Pakistán, México y Brasil (Singh 2010; Singh 2011). Otros países productores incluyen a Egipto, Tailandia, Colombia, Indonesia, Venezuela, Sudan, Bangladesh, Cuba, Vietnam, Los EU, Malasia, Puerto Rico y Australia (Singh 2011). La producción de guayaba aumentó considerablemente en la presente década en respuesta al incremento de la demanda mundial de fruta fresca y productos procesados, con nuevas plantaciones de variedades

mejoradas e híbridos emergentes. El comercio internacional de guayaba fresca es limitado actualmente, pero los productos procesados tales como jugos, néctar, pasta, puré y jaleas se están volviendo cada vez más destacados en los mercados de Estados Unidos y Europa (Singh 2011). En Colombia la exportación de guayaba fresca y seca en los últimos cuatro años fue de alrededor de 180 ton que representaron US \$ 125.000 precios FOB con destino a países como Estados Unidos, España, Francia y Antillas holandesas principalmente (Agronet 2012).

A nivel nacional la producción de guayaba es de 130.000 a 145.000 t en un área de 10.000 ha, el 4.5% del área de producción se encuentra en el departamento de Santander con una participación del 38% en la producción nacional (Agronet 2012).

1.1 Estado actual del problema

En los últimos años la producción de guayaba en el departamento de Santander registra una caída de aproximadamente el 50% sin embargo continúa siendo el departamento con la mayor participación en la producción nacional seguido del Valle del Cauca, Boyacá y Tolima (Agronet 2012). La mayor parte de los cultivos de guayaba en Santander están bajo el sistema silvopastoril o semisilvestres, con poco o ningún manejo técnico, en sistemas dispersos de potrero, aspecto que ha incidido en la disminución del rendimiento, caída prematura de frutos, deterioro de la calidad y problemas de tipo fitosanitario como el causado por el hongo *Pestalotiaventricolor* (Speg) y el ataque de plagas como el picudo de la guayaba *Conotracheluspsidii* (Marshall) (Insuasty et al 2007).

A pesar de la importancia socioeconómica del cultivo y la agroindustria de la guayaba común en Colombia, son muy pocos los esfuerzos realizados por las instituciones de investigación y organismos de extensión rural para tecnificar la producción, actualmente los agricultores no aplican conceptos básicos de fruticultura en relación con su diseño, densidades de siembra, porte de los árboles, manejo integrado de plagas y enfermedades en sus huertos (Rangel1996) o selección de variedades más productivas o de mejor calidad, en este aspecto para la región, Corpoica CIMPA, realizó unas selecciones de cultivares como CIMPA 00196, Guavata Victoria, Regional Roja, Brasil Redonda, Brasil Roja Ácida, Ráquira Blanca y Brasil Blanca (Fisher et al., 2012), sin embargo estos genotipos no han sido suficientemente caracterizados y no se ha promovido su cultivo. Estos aspectos afectan la competitividad en los mercados nacionales o internacionales porque los bajos rendimientos no alcanzan a cubrir la demanda permanente. Según datos del Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural existe una brecha tecnológica de 30 a 45 toneladas por hectárea (MAGDR 2006), la situación es aún más crítica si se considera que la estacionalidad en la cosecha causa problemas de desabastecimiento de fruta en buena

parte del año que obliga a la agroindustria regional a recurrir a zonas productoras muy distantes (Gómez 2000) o importar guayaba de países como Venezuela.

Aunque el sistema silvopastoril y semisilvestre de producción de guayaba es soporte importante en la agroindustria regional, la producción no es eficiente bajo las condiciones actuales; se desconocen aspectos básicos de la fisiología o el crecimiento de la planta en las zonas de cultivo de Colombia. No se han abordado estudios sobre la respuesta fisiológica de la planta frente a condiciones ambientales que incluye el desempeño fotosintético y las relaciones hídricas; es decir, que se requiere un abordaje desde la ecofisiología de plantas para profundizar en los mecanismos fisiológicos implicados en la optimización y uso eficiente de la energía, el agua y otros recursos que pueden ser limitantes en este sistema de cultivo. Unido a esto no se han caracterizado las condiciones de radiación, temperatura y humedad del trópico andino y su influencia en la dinámica fenológica de la planta, tampoco en cuanto a intensidad y duración de eventos como la floración y la fructificación a través del año y en diferentes ambientes. Además, se carece de información sobre el crecimiento y maduración de frutos de guayaba, así como las condiciones de calidad nutricional y evolución en el contenido de compuestos bioquímicos. Lo anterior afecta la planificación en la producción, el establecimiento de programas de mejoramiento que busquen seleccionar variedades o genotipos con mayores rendimientos, mejor calidad de fruto o más tolerantes a los factores bióticos y abióticos.

1.2 Hipótesis y Objetivos

Este estudio se basó en el supuesto que el desempeño ecofisiológico de genotipos regionales de *Psidium guajava*, la fenología, el crecimiento del fruto y la calidad bioquímica es variable entre genotipos y en relación a las condiciones ambientales locales de tal manera que se puede determinar la adaptabilidad de estos genotipos a ambientes específicos.

El objetivo general de esta investigación fue estudiar las características eco fisiológicas de *Psidium guajava* L, la fenología, el crecimiento y la evolución de compuestos químicos del fruto en genotipos regionales, en relación a variaciones micro climáticas de la zona de cultivo. Con el fin de contribuir al conocimiento respecto a la producción de guayaba en el sector Nororiental de Colombia (Provincia de Vélez, Santander), Se espera mejorar la comprensión de la respuesta de genotipos de guayaba al ambiente, proporcionar las bases para la planificación de los cultivos y el establecimiento de futuros programas de mejoramiento que busquen la obtención de variedades más productivas y con mejor calidad, o la adaptación de variedades existentes en el país a la región.

Para cumplir lo anterior se plantearon como objetivos específicos

Objetivos específicos:

- Analizar las respuestas ecofisiológicas de los materiales regionales de *P. guajava* Regional Roja, Regional Blanca y Guavatá Victoria a variaciones microlimáticas locales.
- Caracterizar la fenología reproductiva de *P. guajava* y establecer las relaciones con el ambiente en tres zonas de cultivo.
- Analizar características físicas y bioquímicas del fruto *P. guajava* y su relación con las condiciones microclimáticas de las zonas de cultivo.

1.3 Revisión teórica

1.3.1 Ecofisiología de plantas

La ecofisiología de plantas busca entender los mecanismos fundamentales de los procesos fisiológicos que están relacionados con su desempeño en hábitats naturales (Larcher 2003); debido a que las plantas poseen una enorme diversidad ecofisiológica y funcional que se expresa en la variación de las tasas de crecimiento, la productividad, la fisiología de cada organismo y el funcionamiento o dinámica dentro de las poblaciones o comunidades, las cuales pueden estar modificadas por el ambiente.

La amplia correlación de estas variaciones con las condiciones climáticas y ambientales a escalas locales, regionales y globales, ha originado el concepto de que las características fisiológicas están bien adaptadas a las condiciones locales (Ackerly *et al.*, 2000); o la hipótesis de que la sincronización de los procesos internos de la planta con los ritmos día-noche del exterior son beneficiosos para el rendimiento o desempeño de las plantas (Dodd *et al.*, 2005).

Por lo tanto, esta disciplina se enfoca en tres propósitos básicos: comprender la distribución de las especies basado en cómo adecúan sus procesos fisiológicos al ambiente, definir los rangos de tolerancia al estrés ambiental y conocer cómo operan las comunidades de plantas en un medio ambiente cambiante (Chabot y Mooney, 1985). La ecofisiología aborda preguntas que implican diversos niveles de integración desde la ecología, incluidas las preguntas de las ciencias agrícolas, la horticultura, la silvicultura y las ciencias ambientales, hasta la comprensión mecanística de niveles inferiores como la fisiología, la bioquímica o la biología molecular (Lambers, 2008).

Los estudios ecofisiológicos tratan de entender cómo funcionan los organismos en su conjunto a partir del estudio de sus órganos, tejidos y células para establecer las bases sobre la cual construir modelos y explicar procesos ecológicos, evolutivos o productivos en el caso de plantas cultivadas (Valladares y Rodriguez, 2010). Entender los mecanismos fisiológicos que impactan el desempeño de los cultivos en relación con el medio ambiente

es crítico para predecir cómo factores o disturbios pueden alterar en el futuro la producción y qué aspectos se pueden mejorar.

Los estudios en esta disciplina pueden enfocarse a determinar qué caracteres ecofisiológicos determinan la producción o la eficiencia de las plantas?; cuáles son las bases genéticas y del desarrollo que determinan los patrones ecofisiológicos y cuál es su valor adaptativo? así como determinar si las variaciones ecofisiológicas reflejan la variabilidad ambiental (Ackerly *et al.*, 2000). Todos estos aspectos pueden ser usados en el futuro para tener una mayor comprensión y análisis integral frente a los cambios ambientales globales que imponen otras presiones selectivas en las especies y poblaciones vegetales (Bazzaz *et al.*, 1995). Algunos estudios han mostrado la existencia de diversidad genética para las respuestas de características ecofisiológicas a través de ambientes diversos, lo que se ha llamado variación genética en patrones de plasticidad fenotípica. En términos estadísticos la variación en plasticidad se da como una interacción genotipo-ambiente significativa, indicando que existe un potencial genético en plasticidad adaptativa para evolucionar en respuesta a la selección en ambientes heterogéneos (Ackerly *et al.*, 2000)

El desarrollo de la ecofisiología de cultivos tropicales fue iniciado en productos herbáceos como el frijol, maíz y banano, y perennes como el café, cacao y caucho. Las aplicaciones del conocimiento de la fisiología y el uso de tecnologías para medir procesos puntuales en los doseles de los cultivos produjo una serie de recomendaciones para mejorar la producción de café, con avances que incluyen la fotosíntesis, las relaciones fuente demanda, el rendimiento, estrategias para hacer frente a varios tipos de estrés y factores limitantes, así como también modelos de crecimiento aplicados posteriormente a comunidades naturales (Gutiérrez 2002). Los modelos ecofisiológicos han permitido reproducir el funcionamiento de la planta a través de la caracterización de procesos generales como la fotosíntesis, relaciones fuente demanda o el estado hídrico en diferentes genotipos (Quillot *et al.*, 2002).

1.3.2 Ecofisiología y producción

La producción vegetal es el resultado de procesos como la fotosíntesis, el metabolismo de nitrógeno y las relaciones fuente demanda. El 90-95% de la masa seca de las plantas deriva de la fotosíntesis, por tal razón podemos decir que la producción depende directamente de la tasa fotosintética, no obstante las hojas fotosintéticas de un dosel presentan grandes variaciones en la capacidad fotosintética en función de la irradianza interceptada, el balance hídrico, la temperatura y la tasa de respiración (DaMatta, 2003).

El estudio del desempeño fotosintético en muchas especies frutales ha sido importante para identificar materiales susceptibles de mejoramiento genético o para la selección y

desarrollo de cultivares productivos en ambientes específicos (Whyley et al., 1993), esto debido a que como en cualquier cultivo, el aumento de la fotosíntesis aumenta el rendimiento, por lo tanto la fotosíntesis es tal vez el rasgo más importante desde el punto de vista fisiológico para mejorar la producción (Long et al., 2006). Recientemente se encontró que una alta eficiencia fotosintética durante la floración y el crecimiento del fruto en mango fue una buena característica para el mejoramiento de variedades productivas (Lu et al., 2012). Por otra parte se han encontrado altas correlaciones entre fotosíntesis foliar y rendimiento en germoplasma de yuca en diversos ambientes y en condiciones de riego y sequía; las asociaciones fueron atribuidas principalmente a factores bioquímicos y anatómicos (El Sharkawy et al., 1990, 1993; El Sharkawy y Gallo 1990 de Tafur et al. 1997; El Sharkawy 2004). Estas relaciones pueden verse afectadas por relaciones fuente-sumidero, por retroalimentación-inhibición en la acumulación de almidón y azúcares y por el contenido de nutrientes particularmente Nitrógeno (Begonia y Begonia 2007).

Las bases fotosintéticas del incremento del rendimiento de cosechas incluyen la maximización de la cantidad de luz interceptada por el follaje, la conversión eficiente de la luz interceptada a productos fotosintéticos y la partición de fotoasimilados hacia las demandas económicas. Un propósito de los ecofisiólogos es entender estos componentes del fenómeno suficientemente para identificar atributos que puedan ser susceptibles de manipular a través del manejo de cultivos o por mejoramiento genético para incrementar el rendimiento (Gifford et al., 1984). Por otra parte, Long et al. (2006) plantean que el análisis de las limitaciones a la eficiencia del proceso fotosintético puede revelar objetivos claros para el mejoramiento de cultivos.

La naturaleza de las limitaciones para la asimilación de carbono bajo condiciones de campo ha sido fuertemente analizada (Tezara et al., 1999; Cornic 2000; Lawlor y Cornic 2002). En condiciones de campo las plantas se ven sometidas a varias restricciones ambientales como deficiencia de agua, gradientes de vapor de agua, alta luz y temperatura. La combinación de estos factores predispone a la planta a sufrir eventos de fotoinhibición, que finalmente contribuyen a la reducción en la asimilación de carbono (Faria et al., 1998; Flexas et al., 1998). En general, se asume que el decrecimiento de la fotosíntesis en respuesta a déficit de agua atmosférica o del suelo es debido principalmente a cierre estomático, el cual decrece la disponibilidad de CO₂ en el mesófilo más que a efectos directos en la capacidad del aparato fotosintético (Chaves 1991; Cornic y Massacci 1996; Flexas et al., 2002; Flexas y Medrano, 2002; Chaves et al., 2003). De esta forma, la repercusión del medio ambiente en la productividad de las plantas se ha convertido en una preocupación a raíz de los debates en torno al cambio climático global (Chapple y Campbell 2007). A medida que el impacto de las variaciones climáticas es más fuerte y la aclimatación de las plantas a las variaciones del cambio climático es fundamental, el estudio de estas respuestas ecofisiológicas puede ayudar a implementar estrategias de cultivo más adecuadas para diferentes ambientes.

1.3.3 Fenología

La fenología se define como el conjunto de eventos periódicos implicados en el ciclo de vida de la planta (Proença 1994), cada evento fenológico puede describirse de acuerdo a su duración e intensidad, con observaciones basadas en el inicio y la finalización de cada etapa de desarrollo externamente visible (Larcher 2000). La fenología es considerada una característica adaptativa importante en las plantas porque determina la duración y el ritmo de los procesos de crecimiento y la reproducción (Chabot y Hicks 1982). La información sobre fenología es esencial para evaluar la productividad y el manejo de los cultivos, pero también desde varias décadas atrás muchos estudios en fenología desarrollaron y evaluaron modelos predictivos en árboles usando variables como temperatura y fotoperíodo, estos modelos pudieron simular propiedades de la vegetación y la dinámica en el tiempo y en el espacio (Kramer y Mohren 1996; Kramer 1994).

Así mismo se encontraron representaciones de la fenología de cultivos y la sincronización de diferentes etapas en la fisiología de la planta, como por ejemplo el patrón de crecimiento. Aspectos que permitieron predicciones de intercambio de carbono y otros en el manejo de los cultivos (Chaine *et al.*, 2000).

Para árboles frutales, las fechas de floración y maduración de frutos se aceptan generalmente como indicadores significativos. En el caso de árboles frutales, arbustivos perennes, el período entre la floración y la presencia de un fruto incipiente se ha reconocido durante mucho tiempo como uno de los estados de desarrollo importantes. De manera que el conteo aleatorio de flores (número de flores en pocas ramas seleccionadas), del conteo de frutos (número de frutos de un tamaño específico en las ramas usadas en el conteo de flores) y peso, constituyen indicadores destacados de rendimientos (Villalpando y Ruiz 1993).

En cuanto a los estudios del clima como factor principal que desencadena y controla la sincronización de los ciclos fenológicos han dado origen a varias hipótesis, muchas de ellas enfocadas a ecosistemas o cultivos de regiones templadas. En regiones tropicales se han encontrado ciclos fenológicos rítmicos (Mikich y Silva 2001) y la influencia de factores climáticos que actúan como desencadenantes inmediatos en la intra e intersincronización (Borchert 2005). La fenología de árboles en zonas tropicales secas está determinada por la estacionalidad de la precipitación (Borchert 1999) y por variables no climáticas como la variación estacional del estado hídrico de la planta, la duración del día y la caída de hojas (Borchert 2004); el estado hídrico a su vez es una función del balance entre la absorción por la raíces y la pérdida de agua por transpiración y ambas dependen de variables propias de la planta y de entradas ambientales, por esto los efectos de la precipitación sobre la fenología pueden ser indirectos.

1.4 Estado actual del conocimiento en *Psidiumguajava*

1.4.1 Descripción botánica

La guayaba es un miembro de la Familia Mirtaceae. El género *Psidium* incluye alrededor de 150 especies, pero *Psidiumguajava* es el más importante fruto de este género (Pomer y Murakami 2009; Cordero y Boshier 2003). Se cree que se originó en un área que se extiende desde el sur de México hasta América Central y su distribución está desde México hasta Suramérica en Venezuela, Colombia, Brasil y Perú. El género *Psidium* consta de 140 especies en América, lo cual confirma la hipótesis de su origen en América tropical (Domínguez *et al.*, 2005). Los españoles y portugueses son considerados los responsables de la distribución del fruto a otras partes del mundo donde han sido ampliamente cultivadas y naturalizadas en áreas tropicales y subtropicales (Soubrinhe-Sobrinho Gurgel 1962).

Aunque la guayaba fue domesticada hace más de 2000 años, solo hasta el año 1526 se reporta el primer cultivo comercial en islas del Caribe (Jain y Pryadarshan 2009).

El guayabo es un árbol pequeño de 5 a 10 m de altura con un tronco cilíndrico, su sistema de raíz es pivotante, fuerte, que proporciona un buen anclaje, puede penetrar hasta 5 metros de profundidad dependiendo de la textura del suelo y el nivel freático (Gómez y Rebolledo 2011), las hojas de 7 a 15 cm de largo, son coriáceas, oblongas, elípticas dispuestas en pares semialternados. Forma una inflorescencia cimosabípara o dicotómica, normalmente se desarrolla solo la yema del primer nivel. Las flores son axilares, pediceladas, epiginias actinomorfas y hermafroditas con un diámetro entre 35-50 mm. El cáliz es turbinado con 4 o 5 sépalos de color verde amarillento, 4 o 5 pétalos de color blanco insertados en un disco que rodea la cavidad del cáliz, presenta numerosos estambres insertados en hileras alrededor del disco, su número varía entre 300-600, los filamentos son blancos y las anteras de color amarillo claro, el estilo es de color verde tubulado, liso y curvado sobre los estambres, el ovario ínfero se dispone en un disco carnosos (Caraballo 2001).

El fruto es una baya, la forma varía de redonda a ovoide hasta aplanada y su peso varía de 25 a 500g (Somarriba 1985). La superficie del fruto es rugosa o lisa, libre de pubescencia, el color de la piel en el fruto inmaduro es verde oscuro, luego cambia a verde amarillo, amarillo pálido y amarillo en el estado maduro dependiendo del cultivar (Fischer *et al.* 2012). La pulpa del fruto maduro es blanda y jugosa, varía de color blanco, crema, amarillo, salmón, rosado y rojo (Fischer *et al.* 2012). La cavidad de la semilla en el centro del fruto es pequeña o grande, con semillas duras y semiduras, el mesocarpio externo del fruto de guayaba tiene una textura arenosa o áspera debido a la presencia de células pétreas (78%) con una fuerte pared lignificada, mientras que el endocarpio es rico en células parenquimatosas (Marcelinet *et al.*, 1993).

Presenta una amplia variedad de usos farmacológicos y clínicos, es principalmente conocida por sus propiedades antiespasmódicas y antimicrobiales en el tratamiento de diarrea y disentería, también ha sido usada extensivamente como agente hipoglicémico; algunos estudios farmacológicos han demostrado la habilidad de esta planta como antioxidante, hepatoprotectiva, anti-alérgica, antimicrobial, antigenotóxica, antiplasmodial, citotóxica, antiespasmódica, cardioactiva, antidiabética, antiinflamatoria, entre otros (Perez *et al.*, 2008), consumir el fruto fresco de guayaba reduce el contenido de colesterol, triglicéridos y presión sanguínea, incrementando las lipoproteínas de alta densidad por el alto contenido a antioxidantes como el ácido ascórbico que aumenta la absorción de hierro de los alimentos Singh *et al.*, 1992, Fischer 2012).

1.4.2 Variedades

La mayor parte de producción de guayaba en el país proviene de plantas obtenidas de semilla de origen sexual, razón por la cual se presenta una gran heterogeneidad. En la región de Santander provincia de Vélez, se presentan algunas variedades o genotipos regionales obtenidas de selecciones locales por parte de los productores con la asistencia de CIMPA-CORPOICA, estos materiales aún no han sido completamente caracterizados y su distribución es limitada (Tabla 1-1). En Colombia el Instituto Colombiano Agropecuario ICA, produjo dos variedades mejoradas de guayaba en el año 1989. La variedad Palmira ICA-1 cuyo rendimiento es de 80 t/ha, y la variedad Roja ICA 2 de rendimiento promedio de 66 t/ha (Gómez y Rebolledo 2011). El híbrido “Manzana” fue introducido de Tailandia por Lozano-Ordoñez y Cia. y es el resultado del cruzamiento entre dos variedades vietnamitas autofecundadas por 7 generaciones (Lozano *et al.*, 2002). Algunas características de las variedades seleccionadas para Colombia, se presentan en la tabla 1-1.

Tabla 1-1: Características principales de la fruta de variedades de *Psidiumguajava*L. seleccionadas para Colombia (Adaptado de Lozano *et al.*, 2002).

Parámetro	Palmira ICA-1	Roja ICA-2	ICA 30-30	CIMPA 00196	Guavata Victoria	Regional Roja	Brasil redonda original	Brasil Roja Pera	Ráquira Blanca	Brasil Blanca ácida	Manzana	Indian Pink
Longitud cm	8,5	7,6	5,03								7,2	6,2
Ancho cm	6,5	6,8	5,26								7,7	7,5
Largo/ancho	1,3	1,12	0,96								0,94	0,83
Forma	aperada	redonda	oval	redonda	pera	redonda	redonda	oblonga	pera	oblonga	redonda	redonda oblonga
Peso g	172	142	80,26	250	150	100	100	212	93	156	400	402
Color pulpa	roja	roja	blanca	roja	crema	roja	crema	rojo	blanca	blanca	blanca	rosada
Corteza mm	1	1,19	1,1	1,82	1,5	0,73	1,1	1,6	1,05	1,5	1,4	1,4
Corteza g	16	12,3	11,65								21,2	32
Sólidos solubles (55%)	10,49	10,66	12,28	11,6	10,5	11,8	9	9,4	11,3	8,3	10,6	10,2
Acidez (%)	0,52	1,32	2,2	0,82	0,46	0,54	1,8	1,84	0,48	1,68	0,48	0,54
SST/Acidez	20,17	8,08	5,58	14,14	22,82	21,85	5	5,1	23,54	4,9	22,1	10,85
Semilla %	4,5	3,8	7,36	2,75	2,5	3,95	2,2	2	3,18	1,5	2,72	3
Jugo (%)	15	20	55		25						28	53
Vitamina C (mg/100 ml)	108,9	192	62	173		120	134	30	95	30	230	117
Pectina (%)	0,68	1,24	0,81	1,05		0,86	0,54	0,67	0,93	134	0,47	1
Uso mesa	x	x	x	x		x		x			x	x
Uso jugo-néctar	x	x	x	x			x	x		x	x	x
Uso Bocadillo-jalea	x	x	x	x	x	x			x			x
Uso concentrado		x	x					x				x
Uso cascós	x						x				x	x

1.4.3 Suelo y requerimiento climático

▪ Suelo

El guayabo puede crecer en una amplia gama de suelos, desde arenosos hasta arcillosos pasando por los francos; sin embargo, para una explotación comercial y producción óptima podría ser sembrado en suelos francos con un buen drenaje, una profundidad no menor a 1.20 metros. El guayabo no prospera en suelos inundables o muy húmedos. Los suelos de textura media franco o limo-arcilloso-limoso son ideales para este cultivo y a pH en el rango de 5.5 y 6.5 (Gómez y Rebolledo 2011; Lozano *et al.*, 2002). En cuanto a nutrición, la acción combinada de altos niveles de N y K induce alto rendimiento estimado en número de frutos por árbol, debido posiblemente a incrementos en la fotosíntesis y en los sistemas de transporte de la planta (Dantas *et al.*, 2007).

▪ Condiciones agroclimáticas

La temperatura óptima anual para el cultivo de guayaba debe estar alrededor de 25°C, pero puede desarrollarse a temperatura media superior o inferior a 5°C de este óptimo (Junqueira y Franco 1975). Requiere de una buena intensidad lumínica, debido a que la luz deficiente induce baja fructificación y muerte de ramas que se desarrollan al interior de la copa. Altas intensidades de radiación solar indican en altos niveles de azúcares y ácido ascórbico (Rathore 1976). La precipitación mínima para la obtención de una producción aceptable debe ser de 600 mm/año pero acepta precipitaciones de hasta 2.000 mm/año (Gómez y Rebolledo 2011). Precipitaciones por debajo de la mínima requiere riego complementario (Junqueira y Franco 1975). La distribución de las lluvias es otro factor de gran importancia, ya que en los períodos lluviosos ocurre el crecimiento activo de la planta, nueva brotación, floración y desarrollo de frutos (Lozano *et al.*, 2002); sin embargo, para una buena y abundante brotación es necesaria una época seca bien definida. La humedad relativa óptima para el cultivo de guayaba es de 75 a 80%, aunque se encuentran buenas producciones en regiones desérticas con huertos irrigados; estas condiciones reducen los problemas fitosanitarios (Lozano *et al.*, 2002).

1.4.4 Actividades culturales

Debido a la heterogeneidad genética en relación con la arquitectura de la copa, vigor y producción de plantas por debajo de lo esperado; además de la gran variación en las características físicas como peso, forma, espesor y color de la pulpa, contenido de sólidos solubles totales y de pectina, es necesario establecer sistemas de producción a partir de plantas propagadas vegetativamente o por semilla de padres homocigotos que asegure el establecimiento de huertos uniformes y altamente productivos (Lozano *et al.*, 2002). La producción por estaca ha sido muy utilizada, este sistema de propagación proporciona una formación de árboles clonados con elevada productividad y sin variabilidad genética, que favorece el mantenimiento de la calidad de los frutos para la industria y el mercado de fruta fresca, por otra parte la densidad de siembra depende del tipo de variedad pero se recomienda 500 árboles /ha. Los espaciamientos más utilizados en huertos comerciales en Brasil han sido de 8x5, 6x5 o 7x5 (Sao Jose *et al.*, 2003); mientras que las recomendaciones para las variedades regionales de Santander corresponden a densidades de 7x6 o 7x7 (Gómez y Rebolledo 2011).

Junto a los métodos de riego se requieren técnicas de poda que proporcionan obtención de frutos de mayor tamaño y gran aceptación de fruta fresca. La época de poda define la época de cosecha siendo posible manejar o planificar los cultivos. Con relación a la poda y otros sistemas de manejo del cultivo, pocos son los trabajos realizados en Colombia a

excepción de algunos trabajos en la variedad Palmira ICA1 del Valle del Cauca (Lozano *et al.*, 2002).

La poda se realiza con el fin de proporcionar al árbol una estructura o arquitectura que pueda aprovechar la radiación para convertirla en frutos; sin embargo, en la zona de Santander no se realiza este tipo de actividad cultural. Cultivos comerciales en el Valle del Cauca y en países como México y Brasil aplican podas de mantenimiento al menos cuatro veces por año, preferiblemente en época seca o después de las cosechas; podas de crecimiento y podas de producción, esta última busca hacer coincidir la cosecha con la mayor demanda del mercado (Lozano *et al.*, 2002; Manica *et al.*, 2000).

Las principales enfermedades del cultivo de guayaba son la mosca de la fruta *Anastrepha* sp., Encrespador de las hojas *Trizoida silvestris*, y el picudo de la guayaba *Conotrachelus psidii*, que se pueden controlar a través de trampas de feromonas en la porción superior y externa de la corona del árbol; control con pesticidas naturales en los estadios pre-pupa y pupa han sido satisfactorios en huertos en Brasil (Tafoya *et al.*, 2010, Dolinsky y Lasey 2007) y aplicación de pesticidas. La Antracnosis especialmente producida por *glomerellacingulata*, y *Colletotrichum gloeosporioides* (Pezing) y la Costra o roña del fruto causada por el hongo *Pestalotia* sp pueden ser controladas con aplicaciones periódicas de fungicidas como Dithane M-45, Manzate D y productos a base de cobre (Gómez y Rebolledo 2011).

1.4.5 Aspectos fisiológicos

Fotosintéticamente *Psidium guajava* es una especie tipo C_3 , con un punto de compensación de $70 \mu\text{moles de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y saturación fotosintética de C_i de $540 \mu\text{moles de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Es considerada una especie heliófila con una foto saturación que se alcanza a $700 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Nava *et al.*, 2009). Los árboles de guayaba sujetos a bajas intensidades de luz, presentan muerte de ramas y baja producción de frutos (Pereira 1995).

La guayaba es un árbol tolerante a un amplio rango de ambientes, crece en climas húmedos y secos a elevaciones sobre el nivel del mar hasta 2100 m. Excede a la mayoría de frutos tropicales y subtropicales en adaptabilidad y productividad, debido a su tolerancia al frío, sequía y salinidad (Samsom 1986; Yadava 1996). Se han encontrado varios reportes de las respuestas de *Psidium guajava* frente a salinidad; Cavalcante *et al.*, (2007) encontraron que incrementos de sal en el agua, en conductividades eléctricas de 1,5 y $3,0 \text{ dSm}^{-1}$, inhiben la emergencia de plántulas, la altura y el diámetro del tallo, el área foliar y la producción de masa seca de raíces, tallos y hojas. El crecimiento del tallo también disminuyó a concentraciones mayores de 30 mM de NaCl ; sin embargo, la aplicación de nutrientes como $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ atenúan el efecto sobre la disminución del crecimiento, el metabolismo del nitrógeno, la fotosíntesis y el contenido de clorofilas de

plántulas sometidas a concentraciones de NaCl superiores a 10mM (Ebert *et al.*, 2002). La salinidad en guayaba causa cierre estomático o disminución de la eficiencia fotoquímica del cloroplasto, en ambos casos con reducción de la tasa fotosintética (Ali-Dinar *et al.*, 1998; Ebert *et al.*, (2002). Plántulas de *Psidiumguajava* variedad Palmira ICA-1 mostraron una leve tolerancia a la salinidad por ligeras modificaciones en la distribución de fitomasa causada por concentraciones salinas entre 10 y 80mM de NaCl (Casierra-Posada 2006)

La respuesta de *P. guajava* a sequía redujo en un 50% y 55% la conductancia estomática y la tasa fotosintética, respectivamente; la sequía inhibió completamente la tasa de transpiración foliar e incrementó los niveles de respiración en guayaba media China en México (Nava *et al.*, 2009). Por otra parte, en Brasil, el cultivo de guayaba presentó bajos valores de resistencia estomática en épocas húmeda y seca; los autores encontraron una baja resistencia a pérdida de agua, pero indicaron que otros mecanismos fisiológicos como una mayor eficiencia en la absorción de agua y sistemas de raíces profundas le permiten a esta especie ser más tolerante a las condiciones secas (Alves de Sena *et al.*, 2007).

1.4.6 Crecimiento y fenología de la planta

Psidiumguajava se comporta como un árbol semi-caducifolio debido a que después de terminada la cosecha experimenta un fenómeno de agotamiento o letargo con presencia de amarillamiento y caída de gran parte de las hojas, que se prolonga durante el período seco, reiniciando el crecimiento de nuevas ramas y el rebrote de yemas con el inicio de la época de lluvias (Gómez 1995). En climas estacionales como España se ha encontrado dormancia durante el invierno, y el período vegetativo del crecimiento inicia a mitad de primavera y finaliza en otoño (Salazar *et al.*, 2006). Aunque son escasos los trabajos en cuanto a desarrollo fenológico de guayaba, se ha indicado que el ciclo de crecimiento depende del genotipo de la planta y de las condiciones climáticas. Salazar *et al.*,(2006) encontraron que la duración en días y grados días del ciclo de desarrollo de guayaba evaluando 16 fenofases, desde la yema de invierno hasta maduración de frutos, fue de 284 días y 1712,4 °C/día, así mismo la fase de floración a maduración de frutos tuvo una duración de 129 días.

El crecimiento reproductivo de guayaba se desarrolla en las ramas vegetativas terminales de más reciente aparición, independientemente de la época del año; en consecuencia, la formación de flores a partir de yemas y la fructificación posterior puede ser muy errática durante el año o entre años (Shigeura y Bullock1976). El desarrollo floral inicia con la diferenciación del botón que requiere cerca de 30 días hasta la fase de agrietamiento del cáliz (Salazar *et al.*,2006). El brote de la flor una vez plenamente desarrollado, tiene dos partes bien diferenciadas, una parte adnada proximal ovoide y una distal libre, ovoide o redonda ligeramente puntiaguda en el ápice. El agrietamiento del cáliz se produce 24 horas

antes de la apertura de la flor; la floración se inicia a las 4:00 am y continúa hasta las 10:00 am; la apertura máxima se registra entre 5:00 y 7:00 am, 15 minutos después de la apertura floral se realiza la dehiscencia de anteras (Pomer y Murakami 2009; Caraballo 2001). La Guayaba prefiere polinización cruzada, siendo *Apis mellifera* el principal agente polinizador (Soubihe-Sobrinho y Gurgel 1962).

1.4.7 Crecimiento del fruto

La floración y fructificación de guayaba ocurre continuamente durante todo el año, bajo condiciones tropicales y subtropicales. El desarrollo del fruto de *P. guajava* muestra una curva sigmoideal con tres fases características, la fase I de rápido incremento de diámetro y peso, con una duración de 60 a 70 días; esta fase se caracteriza por presentar bajos contenidos de sólidos solubles totales y baja acidez titulable. La fase II caracterizada por cambios leves en diámetro y en peso que dura hasta los 105-110 días, y una fase III donde la fruta llega a su tamaño final con un incremento exponencial de la tasa de crecimiento, este período dura aproximadamente 60 días y se caracteriza por incrementos en los contenidos de sólidos solubles totales, acidez titulable y contenido de ácido ascórbico (Mercado-Silva *et al.*, 1998; Laguado *et al.*, 2002; Cañizares *et al.*, 2003). Sin embargo, la longitud de cada fase de crecimiento es fuertemente influenciada por las condiciones climáticas y el tipo de cultivar. Por ejemplo en México el número de días requerido para que el cultivar Media China llegue al estado maduro es de 130 días durante el período primavera-verano y de 190 días en otoño-invierno (Mercado-Silva *et al.*, 1998). El crecimiento de semillas es rápido y llega a su máximo diámetro en 120 días después de la polinización. En general, la guayaba toma alrededor de 100 a 150 días de floración a cosecha (Singh 2011). La madurez fisiológica puede alcanzarse a los 128 días después de anthesis (Salazar *et al.*, 2006). Así mismo los frutos de otoño-invierno tienen una mayor acidez que los de primavera-verano, las bajas temperaturas no solo retardan la pérdida excesiva de sustratos para la respiración sino que también incrementan la translocación de fotoasimilados de hojas a frutos.

1.4.8 Fisiología del fruto

Los frutos de guayaba muestran un patrón de respiración climatérico en la etapa de transición de color del fruto, con incrementos en dióxido de carbono y tasas de producción de etileno (Mondalet *et al.*, 2008 y Mercado-Silva *et al.*, 1998), pero algunos cultivares son de naturaleza no climatérica (Azzolini *et al.*, 2005). La tasa de respiración del fruto es influida por algunos factores tales como el cultivar, estación y madurez. Por ejemplo, los cultivares de pulpa blanca respiran más lentamente que los de pulpa rosada (Bashir y Abu-

Goukh 2003; Singh y Pal 2008). El pico climatérico de respiración y producción de etileno está relacionado con la estación de crecimiento; frutos procedentes del período primavera-verano tienen picos climatéricos de CO₂ y producción de etileno 4-5 días después de la cosecha, en cambio los frutos de períodos otoño-invierno tienen picos climatéricos 7 y 8 días después de la cosecha (Mercado-Silva *et al.*, 1998). Los frutos cosechados en madurez avanzada llegan a su climaterio respiratorio en 4-6 días acompañado de rápidos cambios en color de la piel y firmeza de la pulpa. Igual que en la respiración, las tasas de producción de etileno incrementan durante la maduración del fruto y llegan a un pico que puede o no coincidir con el pico respiratorio. Cultivares como AllahabadSafeda, Apple Colour y HisarSafeda producen más cantidades de etileno que el cultivar Lucknow-49 (Mondalet *et al.*, 2008; Singh y Pal 2008), esto sugiere que bajas tasas de producción de etileno y altas concentraciones de poliaminas en Lucknow-49 son responsables de un mayor tiempo de vida útil de la fruta.

1.4.9 Cambios bioquímicos durante la maduración

Los frutos de guayaba muestran relativamente una alta actividad metabólica durante el desarrollo y maduración tal como la síntesis de nuevas proteínas, nuevos pigmentos y compuestos de sabor (Lee *et al.*, 2010). Durante la maduración los frutos cambian en color, textura y sabor indicando que se están produciendo cambios composicionales, estas actividades requieren energía y un suministro de bloques para construcción de esqueletos de carbono (Lee *et al.*, 2010). En el fruto de guayaba decrece el contenido de clorofilas e incrementa el contenido de carotenoides, causando cambios en el color de la piel, de verde a amarillo (González *et al.*, 2010; Jainet *et al.*, 2003). La intensidad del color rojo en la pulpa también puede incrementar en algunos cultivares. La cantidad relativa de carotenoides contribuye al color del fruto de guayaba dependiendo del cultivar. Licopeno (50 µg/g) es el principal pigmento carotenoide en guayabas de pulpa roja, además de la presencia de β-caroteno (3.7 u µg/g) (Wilberg y Rodriguez-Amaya 1995; Mercadante *et al.*, 1999). En Brasil la guayaba roja cultivar IAC-4 se identificaron 16 carotenoides (Mercadante *et al.*, 1999).

Durante la maduración el ablandamiento del fruto es acompañado de cambios en la composición de carbohidratos estructurales de la pared celular. La guayaba tiene altas cantidades de sustancias pécticas solubles en oxalato (102,42 mg/100 ml) y bajas cantidades de sustancias pécticas solubles en agua (67,2 mg/100 ml) (Chin y Lin 1998), la cantidad de pectina es mayor en frutos maduros que en frutos verdes (Wilson 1980). El contenido total de pectina incrementa inicialmente y luego disminuye en el estado sobremaduro (Singh 2011). Los niveles de otros carbohidratos de pared celular como celulosa, hemicelulosa, lignina y almidón decrecen durante la maduración del fruto (Jainet *et al.*, 2003).

La respiración es uno de los principales factores en la maduración y los dos principales sustratos que utiliza son azúcares y ácidos orgánicos, debido a esto durante la maduración de guayaba el almidón es degradado a fructosa, glucosa y sacarosa con una relativa alta dulzura (Lee *et al.*, 2010). Se ha encontrado además cambios significativos en la concentración de sólidos solubles y azúcares totales que incrementan durante la maduración (Bashiry Abu-Goukh 2003; Singh y Pal 2008). La composición de azúcares varía ampliamente en el fruto de guayaba; sin embargo, la fructosa es el principal azúcar y otros como la glucosa y la sacarosa son menos abundantes (Paull y Goo 1983). La fructosa es abundante en frutos maduros y la sacarosa en frutos muy maduros (Arenas *et al.*, 1995). Se ha encontrado que la piel contiene más azúcares totales que la pulpa debido al bajo contenido de humedad de la piel comparado con la pulpa (Bashir y Abu-Goukh 2003). La Acidez titulable y los fenoles totales decrecen durante la maduración del fruto (Paull y Goo 1983; Bashiry Abu-Goukh 2003; Singy Pal 2008). El ácido cítrico y el málico son los metabolitos predominantes en la maduración del fruto de guayaba (Lee *et al.*, 2010; Wilson 1980). El contenido de ácido ascórbico varía durante el desarrollo y maduración del fruto. Gómez y Lajolo (2008) encontraron que el contenido de ácido ascórbico mostró un incremento del 35% durante la maduración y decreció durante el período de senescencia. La piel y la pulpa externa contienen la mayor cantidad de ácido ascórbico, además su contenido es máximo en frutos verdes y declina con la madurez (Bashir y Abu-Goukh 2003; Wilson 1980); por otra parte, no hay consenso en el contenido de ácido ascórbico entre variedades, Wilson (1980) indica que las variedades rosadas tienen mayor contenido que las blancas, mientras que Bashir y Abu-Goukh (2003) encontraron que las variedades blancas tienen más ácido ascórbico que las rosadas.

El fruto de guayaba tiene un aroma característico, debido a compuestos volátiles como ésteres y terpenos que son más abundantes en frutos maduros. Charnng-Chernget *al.*, (1992) aislaron en total 12 ésteres, 8 alcoholes, 7 hidrocarburos, 5 carbonilos, 1 ácido y un componente con estructura miscelánea. Steinhauset *al.*, (2008), y Sinucoet *al.*, (2010) reportaron compuestos aromáticos que contribuyen con una nota aromática verde herbal, una nota sulfurosa tropical, y aromas florales y dulces.

La pulpa y la piel de frutos verdes en guayabas blancas y rosadas contienen altos contenidos de fibra dietaria fracción no digerible (48–49%) y compuestos fenólicos. Los compuestos fenólicos decrecen durante la maduración, esto adiciona un mejor sabor a los frutos; por otra parte, estos compuestos bioactivos contribuyen significativamente a la capacidad antioxidante de los frutos de guayaba (Bashir y Abu-Goukh 2003; Jiménez *et al.*, 2001).

1.4.10 Aspectos nutricionales y compuestos bioactivos

Las frutas además de aportar nutrientes, contienen una serie de sustancias que intervienen en el metabolismo secundario de los vegetales como vitaminas, pigmentos, aromáticos, reguladores del crecimiento; no tienen una función nutricional clásicamente definida, pero pueden tener efectos farmacológicos, que modulan funciones terapéuticas en el cuerpo, estos son fitoquímicos o sustancias bioactivas, aunque no se les puede considerar sustancias esenciales ya que no se requieren para nuestro metabolismo, son indispensables a largo plazo para la salud porque intervienen ejerciendo un efecto protector del sistema cardiocirculatorio, reductor de la presión sanguínea, regulador de la glicemia y colesteronemia, reductor del riesgo de cáncer y mejorador de la respuesta defensivo inmunitaria de nuestro cuerpo.

La guayaba es una fruta interesante por su perfil nutricional (Tabla 1-2), fuente de Vitamina C (300 UI por 100 g de muestra), contenidos que son hasta tres veces mayores a los cítricos como la naranja, además contiene Provitamina A (250 UI/100 g), Fósforo, Hierro y Calcio (Wilson 1980).

A pesar de su alto valor nutritivo, los niveles de estos compuestos están sujetos a una amplia variación debido a factores como la localización geográfica, prácticas hortícolas, estaciones y cultivares (Wilson 1980). Variables tales como el proceso fotosintético, la temperatura ambiental, la exposición al sol, la humedad relativa, el estrés oxidativo y la exposición a contaminantes pueden contribuir a la variación en el contenido de ácido ascórbico (Lee y Kader 2000). Mercado-Silva *et al.*, (1998) encontraron que los constituyentes químicos del fruto de guayaba durante el proceso de maduración fueron mayores en los frutos de otoño-invierno que en los frutos de primavera-verano.

Se han registrado valores de ácido ascórbico que varían de 10 a 979 mg por 100 g de fruta por efecto de esos factores; aunque por ejemplo la luz no es esencial para la síntesis de ácido ascórbico en plantas, la cantidad y la intensidad de la luz durante la estación de crecimiento tienen una influencia definitiva en la cantidad de ácido ascórbico formado (Lee y Kader 2000).

Tabla 1-2: Composición nutricional de frutos de Guayaba (Wilson1980)

Composición	Promedio	Composición	Promedio
Humedad (%)	83,3	Pectina total (%)	0,99
Materia seca (%)	16,6	Calcio (mg/100)	17
Ceniza (%)	0,66	Fósforo (mg/100)	28,4
Grasa cruda (%)	0,36	Hierro (mg/100)	1,82
Proteína cruda (%)	1,06	Clorofila (mg/100)	0,67
Fibra cruda (%)	3,8	Vitamina A (beta caroteno) (UI)	250
Azúcares reductores (%)	4	Caroteno (mg/100)	0,69
Azúcares no reductores (%)	2,9	Xantofilas (mg/100)	0,13
Azúcares totales (%)	6,8	Acido ascórbico (mg/100)	336,8
Sólidos solubles totales (%)	12	Tiamina (mg/100)	0,05
Relación azúcar ácido	10,1	Riboflavina (mg/100)	0,03
Relación Brix – ácido	17,4	Niacina (mg/100)	1,18
Acidez como ácido cítrico	0,8	Acidopantoténico (mg/100)	0,13
pH	4,7	Ácido péctico (%)	0,51
Pectina insoluble en alcohol (%)	0,75		

1.5 Referencias

Ackerly, D.D., Dudley, S.A., Sultan, S.A., Schmitt, J., Coleman, J.S., Linder, R., Sandquist, D.R., Gerber, M.A., Dawson, T.E., Lechowicz., M.J. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: Recent advances and future directions. *BioScience*. 50:979-995.

Agronet. 2012. Análisis-Estadísticas. www.agronet.gov.co. Acceso: Noviembre 3 de 2012.

Ali-Dinar, H.M., Ebert, G., Lüdders P. 1998. Biomass production and partitionin of guava (*Psidiumguajava* L.) in response to salinity and nitrogen nutrition. *J appl. Bot.* 72:56-60.

Alves de Sena, J.A., Zaidan, H.A., Castro, P.R. 2007. Transpiration and stomatal resistance variations of perennial tropical crops under soil water availability conditions and water deficit. *Braz Arch Biol and Techn.* 50(2):225-230.

- Arenas, L., Marín, C., Castro, L., Sandoval, L. 1995. Determinación por HPLC de los azúcares en los frutos de guayaba (*PsidiumGuajava* L.) de una plantación comercial del municipio de Mara. Rev. Fac. Agron. (Luz). 12(4):467-483.
- Azzolini, M., Jacomino, P., Bron, U., Kluje, R., Schiavinato M. 2005. Ripening of “Pedro Sato” guava: study on its climateric or non-climateric nature. Braz. J. Plant. Physiol. 17(3):299-306.
- Bashir, H.A., Abu-Goukh, A.B. 2003. Compositional changes during guava fruit ripening. Food Chem 80: 557-563.
- Bazzas F. A. , Jasienski M., Thomas SC., Wayne P. 1995. Microevolutionary responses in experimental populations of plants to CO₂-enriched environments: Parallel results from two model system. P Natl Acad of Sci USA 92: 8161-8165.
- Begonia, G.B., Begonia, M.T. 2007. Plant photosynthesis production as controlled by leaf growth, phenology, and behavior. Photosynthetica. 45(3): 321-333.
- Borchert R., Meyer S. A., Felger R. S., y Porter-Bolland L. 2004 Environmental control of floweringperiodicity in Costa Rican and Mexicantropical dry forests. Global Ecol Biogeogr 13: 409-425
- Borchert R., Pockman W. 2005 Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. Tree Physiol 25:
- Borchert, R. 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. IAWA J. 20(3): 239-247.
- Cañizares A., Laverde,D., Puesme, R. 2003. Crecimiento y desarrollo de guayaba (*Psidium guajava* L.) en Santa Bárbara, estado de Monagas, Venezuela. Revista Udo Agrícola. 3(1): 34-38.
- Caraballo, B.M. 2001. Biología floral del guayabo (*Psidiumgujava* L.) en la planicie de Maracaibo, Zulia, Venezuela. Rev. Fac. Agron. (LUZ). 18: 41-55.
- Casierra-Posada F. 2006. Distribución y producción total de materia seca en guayabo (*Psidiumgujava* L. cv. Palmira ICA-1) bajo estrés salino. Revista Orinoquía –Universidad de los Llanos-Villavicencio, Meta. Colombia. 10(2): 59-66.
- Cavalcante, I.H., Cavalcante, L.F., Hu, Y., Beckmann-Cavalcante, M.Z. 2007. Water salinity and initial development of four guava (*Psidiumguajava*L.) cultivars in north-eastern Brazil. J Fruit Ornam Plant Res. 15: 71-80.
- Chabot, B. F., Hicks, D. 1982. The ecology of leaf life spans. Annu Rev Ecol Sys. 13: 229-259.

- Chabot, B.F., Mooney, H.A. (Eds.). 1985. Physiological ecology of North American plant communities. Chapman and Hall, New York, USA.
- Chapple, C., Campbell, M.M. 2007. Physiology and metabolism: Factors impacting plant productivity. *Trends Plant Sci.* 10: 217-219.
- Charng-Cherng, C., Shu-Yueh Ch., Chung-May W. 1992. Differences of volatile and nonvolatile constituents between mature and ripe guava (*Psidium guajava* L.) Fruits. *J Agr Food Chem.* 40: 846-849.
- Chaves, M.M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *J Exp Bot.* 42: 1-16.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S. 2003. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 30: 239–264.
- Chuine, I., Belmonte, J., Mignot, A. 2000. A modelling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations. *J. of Ecol.* 88, 561-570.
- Cordero, J., Boshier H. (Eds). 2003. Arboles De Centro America. Ofi-Catie.. Turrialba. Costa Rica. 473-476p.
- Cornic, G. 2000. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis. *Trends Plant Sci.* 5: 187-188.
- Cornic, G., Massacci, A. 1996. Leaf photosynthesis under drought stress. In: N.R. Baker (Ed.), *Advances in Photosynthesis: Photosynthesis and the Environment*, Vol. 5. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- DaMatta, F. 2003. Drought as a multidimensional stress affecting photosynthesis in tropical the crops. *Adv. Plant Physiol.* 5: 227-265.
- Dantas, B., Pereira, F., Ribeiro, M.S., Trajano, L., Silva, J.L., Duenhas, D.J., Coelho, L.H., Bassoi, M. A. 2007. Metbolic response of guava trees irrigated with different N and K levels in Sao Francisco Valley. *Rev. Bras. Frutic. Jaboticabal.* 29(2): 323-328.
- de Tafur, M.S., El-Sharkawy, M.A., Calle, F. 1997. Photosynthesis and yield performance of cassava in seasonally dry and semiarid environments. *Photosynthetica.* 33:249-257.
- Dodd, A. N., Salathia, N., hall, A., Kévei, E., Toth, R., Nagy, F., Hibberd, J.M., Millar, A.J., Webb A. 2005. Plant circadian clocks increase photosynthesis, growth, survival, and competitive advantage. *Science.* 309: 630-633.
- Dolinski, C., Lacey, L. A. 2007. Microbial control of Artropod pests of tropical tree fruits. *Neotrop. Entomol.* 36(2): 161-17.

- Domínguez, A. J., Lagana, J.P., Nieto, R., Barrientos, A.F., Pineda, J. 2005. Variabilidad genética según RAPD de árboles de guayabo Media China procedentes de cuatro plantaciones y su respuesta morfológica a baja disponibilidad de nutrientes. *Revista Chapingo. Serie Horticultura*. 11(2): 329-343.
- Ebert, G., Eberle, J., Ali-Dinar, H., Lüdders, P. 2002. Ameliorating effects of $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ on growth, mineral uptake and photosynthesis of NaCl-stressed guava seedlings (*Psidium guajava* L.). *SciHortic-Amsterdam*. 93:125-135.
- El-Sharkawy, M.A. 2004. Cassava biology and physiology. *Plan. Mol. Biol.* 56: 481-501.
- El-Sharkawy, M.A., Cock J.H., Lynam, J.K., Hernández, A.P., Cadavid, L.F. 1990. Relationships between biomass, root-yield and single-leaf photosynthesis in field-grown cassava. *Field Crop Res.* 25: 183-201.
- El-Sharkawy, M.A., Cock, J.H. 1990. Photosynthesis of cassava (*Manihot esculenta*). *Exp. Agr.* 26:325-340.
- El-Sharkawy, M.A., de Tafur, S.M., Cadavid, L.F. 1993. Photosynthesis in cassava and its relation in prop productivity. *Photosynthetica*. 28: 431-438.
- Faria, T., Silvério, D., Breia, E., Cabral, R., Abadia, A., Abadia, J., Pereira, J.S., Chaves, M.M. 1998. Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiol. Plantarum*. 102: 419-428.
- Flexas, J., Bota, J., Escalona, J.M., Sampol, B., Medrano, H. 2002. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Funct. Plant. Biol.* 29: 461-471.
- Flexas, J., Escalona, J.M., Medrano H. 1998. Down-regulation of photosynthesis by drought under field conditions in grapevine leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 25: 893-900.
- Flexas, J., Medrano, H. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Ann. Bot.-London*. 89: 183-189.
- Gifford, R.M., Thorne, J.H., Hitz, W.D., Giaquinta, R. T. 1984. Crop productivity and photoassimilate partitioning. *Science*. 225: 801-807.
- Gómez R. 2000. Regulación de épocas de cosecha de guayaba *Psidium guajava*. Bucaramanga, Colombia Centro de Investigación CIMPA. Barbosa, Santander. Corpoica, Regional 7. 10 p.
- Gómez, E., Rebolledo, N. 2011. Módulo del cultivo de guayaba. Corpoica. Bogotá, Colombia.

- Gomez, M.L., Lajolo, F.M. 2008. Ascorbic acid metabolism in fruits: Activity of enzymes involved in synthesis and degradation during ripening in mango and guava. J.Sci. food Agr. In press.
- Gómez, R., Cortes, R., Bayona, A., Moreno, G., Bautista J. 1995. Caracterización Sistema Producción Guayaba (*Psidiumguajava* L.). Documento Corpoica.
- González, I.A., Osorio C., Meléndez-Martínez, A. J., González-Miret, M.L., Heredia, F.J. 2010. Application of tristimuluscolorimetry to evaluate color changes during the ripening of varieties of Colombian guava (*Psidiumguajava* L.). Int J. Food Sci.Tech.46(4): 840-848.
- Gutierrez, M.V. 2002. The scientific development of the physiology of plants in the American tropics. Rev. Biol. Trop. 50(2): 429-438.
- Insuasty O., Monroy R. Fonseca A.D. Bautista J. 2007. *Manejo integrado del Picudo de la guayaba (Conotrachelus psidii Marshal)* en Santander. Bogotá. Produmedios.
- Jain, N., Dhawan, K., Malhotra, S., Sing, R. 2003. Biochemistry of fruit ripening of guava (*Psidiumguajava* L.): Compositional and enzymatic changes. Plant Food Hum Nutr. 58: 309-315.
- Jain, S.M., Priyadarshan P.M. (eds.). 2009. Breeding Plantation tree crops: Tropical species. Springer Science-Business Media, LLC. New York, USA.
- Jimenez, A., Rincon, M., Pulido, R., Saura-Calixto, F. 2001. Guava fruit (*Psidiumguajava* L.) as a new source of antioxidant dietary fiber. J. Agri. Food Chem. 49: 5489-5493.
- Junqueira, W. R., Franco, J. A. M. 1975. Cultura da goiba. Campinas, CATI. Brasil.. 3p.
- Kramer, K. 1994a. A modeling analysis of the effects of climatic warming on the probability of spring frost damage to tree species in the Netherlands and Germany. Plant Cell Environ. 17: 367-377
- Kramer, K. 1994b. Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica*. J. Appl Ecol. 31: 172-181.
- Kramer, K., Friend, A., Leinonen, I. 1996. Modelling comparison to evaluate the importance of phenology and spring frost damage for the effects of climate change on growth of mixed temperate zone deciduous forest. Climate Res. 7: 31-41.
- Kramer, K., Mohren, G.M. 1996. Sensitivity of FORGRO to climatic change scenarios: a case study on *Betula pubescens*, *Fagus sylvatica* and *Quercus robur* in the Netherlands. Climatic Change. 34: 231-237.

- Laguado, N., Marin, M., Arenas, L., Araujo, F., Castro C., Rincon A. 2002. Crecimiento del fruto de Guayava *Psidium guajava* L. de tipo criolla roja. Rev. Fac. Agron (LUZ). 19: 273-283.
- Lambers, H., Chapin F.S., Pons, T. 2008. Plant Physiological Ecology, Second edition, Springer Science, Business Media. New York, USA.
- Larcher, W. 2000. Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. Plant Biosyst. 134:279–295.
- Larcher, W. 2003. Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups. 4 Ed. Springer. New York, USA.
- Lawlor, D.W., Cornic, G. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. Plant cell environ. 25: 275-294.
- Lee S., Choi, H. K., Cho, S. K., Kim, Y. S. 2010. Metabolic analysis of guava (*Psidium guajava* L.) fruits at different data-processing approaches. J. Chromatography. 878: 2983-2988.
- Lee, S.K., Kader, A. A. 2000. Preharvest and postharvest factors influencing vitamin C content of horticultural crops. Postharvest Biol Tec. 20: 207-220.
- Long, S.P., Zhu, X.G., Naidu, S.L., Ort, D.R. 2006. Can improvement in photosynthesis increase crop yields?. Plant, Cell and Environment. 29: 315–330.
- Lozano, J.C., Toro, J. C., Garcia R., Tafur R. 2002. Manual sobre el cultivo del guayabo en Colombia. Primera edición. Cali, Colombia.
- Lu P., Chacko E. K., Bithell S. L., Schaper H., Wiebel J., Cole S., Müller W. J. 2012. Photosynthesis and stomatal conductance of five mango cultivars in the seasonally wet-dry tropics of northern Australia. Sci Hortic-Amsterdam 138, 108-119.
- MAGDR 2006. Plan Frutícola Nacional. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural-Asohfrucol. Colombia.
- Marcelin, O., Williams, P. Briollouet, J.M. 1993. Isolation and characterization of the two main cell-wall type from guava (*Psidium guajava* L.) pulp. Carbohydr Res. 240: 233-243.
- Mercadante, A., Steck, A., Pfander H. 1999. Carotenoids from guava (*Psidium guajava*, L.): Isolation and structure elucidation. J. Agr. Chem. 47: 145-151.
- Mercado-Silva, E., Bautista, P., Garcia-Velasco M. 1998. Fruit development, harvest index and ripening changes of guavas produced in Central Mexico. Postharvest Biol Tec. 13: 143-150.

- Mikich, S.B., Silva, S.M. 2001. Floristic and phenological study of zoochoric species of semideciduous seasonal forest remnants in the mid-west region of Parana State, Brazil. *Acta Bot. Bras.* 15:89–113.
- Mondal, K., Singh, A. P., Saxena, N., Malhotra, S. P., Dhawan, K., Singh R. 2008. Possible Interactions of Polyamines and Ethylene During Ripening of Guava (*Psidium guajava* L.) fruits. *J. Food Chem.* 32: 46-59.
- Nava, D. A., Ramirez, R., Peña-Valdivia, C.B., Villaseñor, G. D. 2009. Características del intercambio de gases en hojas de guayabo (*Psidium guajava* L.). *Revista Chapingo. Serie horticultura.* 15(2):119 -126.
- Paull, R., Goo, T. 1983. Relationship of guava (*Psidium guajava*) Fruit detachment force to the stage of fruit and chemical composition. *HortScience.* 18 (1): 65-67.
- Pereira, F. M. 1995. *Cultura da Goiabeira*. Sao Paulo. UNESP / FUNEP. Brasil.
- Perez, G. R.M., Mitchell, S., Vargas, S. R. 2008. *Psidium guajava*: A review of its traditional uses, phytochemistry and pharmacology. *J Ethnopharmacol.* 117: 1-27
- Pommer, C. V., Murakami, K. R. Breeding guava (*Psidium guajava* L). En: Jain, S.M., Paryadarshan, P.M. (Eds.). 2009. *Breeding Plantation Tree Crops: Tropical Species*. Springer Science. New York, USA.
- Proexport Colombia. 2012. <http://www.inviertaencolombia.com.co/sectore>,
- Proexport Colombia. 2004. Estudio de Mercado Canadá–Frutas exóticas. Convenio ATN/MT- 7253-CO. Programa de Información al Exportador por Internet. Bogotá, Colombia.
- Quilot, B., Genard, M., Kervella, J., Lescourret, F. 2002. Ecophysiological analysis of genotypic variation in Peach fruit growth. *J. Exp Bot.* 53(374): 1613-1625.
- Rangel, M.C. 1996. Caracterización de la producción de la agroindustria de la guayaba en la Provincia de Vélez y Ricaurte. Aspectos socio económicos. Documento CIMPA. Barbosa, Santander
- Rathore, D.S. 1976. Effect of season on the growth and chemical composition of Guava (*Psidium guajava* L.) fruits. *J. Horticulturae Science.* 41:41- 47.
- Reigosa, M., Pedrol, N. 2004. La Ecofisiología Vegetal. En: Reigosa, M., Pedrol, N., Sanchez, A. *La Ecofisiología Vegetal una ciencia de síntesis*. Editorial Thomson.
- Salazar, D.M., Melgarejo, J., Martínez, R., Martínez, J., Hernandez, F., Burguera, M. 2006. Phenological Stages of the guava tree (*Psidium guajava* L.). *Sci Hortic-Amsterdam.* 108: 157-161.

- Samsom, J.A. 1986. Tropical Fruits. Segunda Edición. Tropical Agriculture Series. Longman Scientific and Technical, New York, USA.
- Shigeura, G.T., Bullock, R.M. 1976. Flower induction and fruit production of guava (*Psidium guajava* L.). *Acta Horticulturae*. 57: 247-251.
- Singh, S.P., Pal, R.K. 2008. Response of climacteric-type guava (*Psidium guajava* L.) to postharvest treatment with 1-MCP. *Postharv. Biol. And Technol.* 47: 307-314.
- Singh, S.P. 2010. Prospective and retrospective approaches to postharvest quality management of fresh guava (*Psidium guajava*) fruit in supply chain. *Fresh Produce*. 4: 36-48.
- Singh, S.P. 2011. Guava (*Psidium guajava* L.) in Postharvest biology and thechnology of tropical and subtropical fruits. En: Yahia, E. M. (Ed.). Woodhead Publishing. Series in Food Science Technology and nutrition. Boca Raton.
- Singh, S.P., Rastogi S.S., Songh R., Ghosh S., Niaz M.A. 1992. Effect of guava intake on serum total and high-desity lipoprotein cholesterol levels and on systemic blood pressure. *Am. J. Cardiol* 70: 1287 – 1291.
- Sinuco, D. C. Sinuco, M. Steinhaus, P. Schieberle, C. Osorio. Changes in odour-active compounds of two varieties of Colombian guava (*Psidium guajava* L.) during ripening. *Eur. Food Res. Technol.* 2010, 230 (6), 859-864 M. Steinhaus, P. Schieberle, C. Osorio. Changes in odour-active compounds of two varieties of Colombian guava (*Psidium guajava* L.) during ripening. *Eur. Food Res. Technol.* 2010, 230 (6), 859-864
- Somarriba, 1985. Arboles de guayaba (*Psidium guajava*) en Pastizales. 1. Producción de fruta y potencial de dispersión de semillas. *Turrialba*. 35(3): 289-296.
- Soubihe-Sobrinho, J. Gurgel, J.T.A. 1962. Taxa de panmixianagoiabeira (*Psidium guajava* L.). *Bragantia*, 21: 15-20.
- Steinhaus, M., Sinuco, D., Polster, J., Osorio, C., Schieberle, P. 2008. Characterization of the aroma-active compounds in pink guava (*Psidium guajava* L.) by application of the aroma extract dilution analysis. *J. Agric. Food Chem.* 56(11): 4120-4127.
- Tafoya, F., Perales-Segovia, C., González-Gaona E., Calyecac-Cortero, H. G. 2010. Fruit damage patterns caused by ovipositing females of *Conotrachelus dimidiatus* (Coleoptera: Curculionidae) in guava trees. *Hindawi Publishing Corporation*. 2010: 1-4.
- Tezara, W., Mitchell, V.J., Driscoll, S.P., Lawlor, D.W. 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*. 401: 914-917.

Valladares F. y Rodriguez N.F. 2010 Ecofisiología, una aproximación mecanicista a los procesos ecológicos. Ecosistemas, vol 19 (1): 8-9

Vats, S.K., Pandey, S., Nagar, P.K. 2002. Photosynthetic response to irradiance in *Valeriana jatamansi* Jones, a threatened understory medicinal herb of Western Himalaya. Photosynthetica. 40: 625-628.

Villalpando F. y Ruiz J.A., 1993. Observaciones agrometeorológicas y uso en la agricultura. UTEHA, Mexico.

Wilberg, V.C. and Rodriguez-Amaya, D.B. 1995. HPLC quantitation of major carotenoids of fresh and processed guava, mango and papaya. Lebensm. Wiss. Technol. 28:474-480.

Wilson, C. W. 1980. Guava, In Tropical And Subtropical Fruits: Composition, Properties And Uses. En: Nagy, S., Shaw, P. F. (Eds). Avi Publishing, Westport, Conn.

Yadava, U.L. 1996. Guava (*Psidium guajava* L.) An exotic tree fruit with potential in the Southeastern United States. Hort Science. 31: 789-794.

Zhang, S.B., Hu, H., Xu, K., Li, Z.R. 2006. Gas exchanges of three co-occurring species of *Cypripedium* in a scrubland in the Hengduan Mountains. Photosynthetica, 44 (2): 241-247.

Capítulo 2. Ecofisiología de genotipos locales colombianos de *Psidium guajava* L.

Adaptado del artículo en revisión. Por María Elena Solarte, Luz Marina Melgarejo

2.1 Resumen

Con el fin de determinar la capacidad de respuesta fisiológica de guayaba a diferentes ambientes y determinar qué genotipo responde mejor a los ambientes de cultivo, se evaluaron tres genotipos locales Guavatá Victoria (GV), Regional Blanca (RB) y Regional Roja (RR), en tres ambientes: Barbosa (Bar), Puente Nacional (PN) y Vélez (Vel). Se registraron factores microclimáticos durante dos años. Se realizaron cursos diarios de fotosíntesis (A), conductancia estomática (g_s), Concentración intercelular de CO_2 (C_i), Transpiración (E), y uso eficiente del agua (UEA). Se determinó la respuesta de la fotosíntesis a la luz a través de curvas $A/PPFD$ obteniendo parámetros como fotosíntesis máxima (A_{\max}), punto de saturación, eficiencia cuántica del PSII y punto de compensación de CO_2 (Γ). Se determinaron parámetros de fluorescencia de la clorofila y relaciones hídricas. *P. guajava* se comporta diferencialmente en cuanto a intercambio de gases de acuerdo al genotipo, la época y a la localidad para mantener un buen balance energético y de uso del agua. Los factores que más incidieron en la fisiología de la planta fueron temperatura de la hoja, déficit de saturación de vapor (DPV) y radiación (PPFD) durante el período de junio época seca y el DPV durante Noviembre o época húmeda. La fotosíntesis máxima (A_{\max}) y el punto de compensación de CO_2 (Γ) fue influenciado por el genotipo y el ambiente. Con base en la fotosíntesis máxima, los resultados mostraron mejores condiciones para la adaptación de RR y GV en Vélez y Barbosa respectivamente, mientras que RB tuvo una mejor respuesta ecofisiológica en PN.

Palabras clave: *Psidium guajava*, Ecofisiología, limitaciones fotosintéticas, ambiente

2.2 Abstract

In order to determine the ability of guava physiological response to different environments and determine genotype response to crop environments, three local genotypes Guavatá Victoria (GV), Regional White (RB) and Red Regional (RR) were evaluated, in three environments: Barbosa (Bar), Puente Nacional (PN) and Velez (Vel). Microclimatic factors were recorded for two years. Daily courses of photosynthesis (A), stomatal conductance (gs), intercellular CO₂ concentration (C_i), transpiration (E) and water use efficiency (UEA) were performed. Response of photosynthesis to light curves through A/PPFD obtaining parameters as maximum photosynthesis (A_{max}), saturation point, quantum efficiency of PSII and CO₂ compensation point was determined. Parameters of chlorophyll fluorescence and water relations were determined. *P. guajava* behaves differentially with respect to gas exchange according to genotype, the season and the location, in order to maintain an appropriate energy balance and water use. The factors that most influenced the physiology of the plant were leaf temperature, vapor saturation deficit (VPD) and radiation (PPFD) during the dry season between June and November or DPV during wet season. The maximum photosynthesis (A_{max}) and CO₂ compensation point was influenced by genotype and environment. Based on the maximum photosynthesis, results showed a better adaptation for RR and GV in Barbosa and Velez respectively, while RB had a better ecophysiological response in PN.

Key words: *Psidium guajava*, Ecophysiology, photosynthetic limitations, environment.

2.3 Introducción

Existe una amplia correlación entre la diversidad ecofisiológica y las condiciones climáticas y ambientales a escalas locales, regionales y globales, que se expresan en la variación de la fisiología y la productividad de las plantas (Ackerly et al. 2000). Es por esto importante entender los mecanismos fisiológicos que influyen en el desempeño de cultivos como los frutales en relación con el medio ambiente, para establecer qué factores pueden alterar en el futuro la producción y qué aspectos se pueden mejorar a través de técnicas de manejo.

En cualquier cultivo, el aumento de la fotosíntesis aumenta el rendimiento, por lo tanto, la fotosíntesis es tal vez el rasgo más importante desde el punto de vista fisiológico para mejorar la producción (Long *et al.*, 2006). El metabolismo fotosintético es un importante proceso desde el punto de vista ecofisiológico que ha sido escasamente abordado en cultivos de *Psidium guajava*, pero en otras especies frutales ha permitido identificar materiales susceptibles de mejoramiento genético o para la selección y desarrollo de cultivares productivos en ambientes específicos (Whyley 1993).

En general, las condiciones ambientales del trópico pueden limitar la fotosíntesis, observándose que varios factores pueden variar en el ciclo anual, como la temperatura del aire especialmente en fluctuaciones diarias, la densidad de flujo fotónico fotosintético y el agua (Thiagarajan *et al.*, 2012). La naturaleza de las limitaciones para la asimilación de carbono bajo condiciones de campo ha sido fuertemente analizada en otras especies (Tezara *et al.*, 1999; Cornic 2000; Lawlor y Cornic 2002). En condiciones de campo las plantas se ven sometidas a varias restricciones ambientales como deficiencia de agua, gradientes de vapor de agua, alta luz y temperatura, y la combinación de estos factores, los cuales predisponen a la planta a sufrir eventos de fotoinhibición, que finalmente contribuyen a la reducción en la asimilación de carbono (Faria *et al.*, 1998; Flexas *et al.*, 1998).

En general, se asume que el decrecimiento de la fotosíntesis en respuesta al déficit de agua atmosféricos o del suelo es debido principalmente a cierre estomático, el cual decrece la disponibilidad de CO₂ en el mesófilo (Cornic 2000) más que a efectos directos en la capacidad del aparato fotosintético (Chaves 1991; Cornic y Massacci 1996; Flexas *et al.*, 2002; Flexas y Medrano 2002; Chaves *et al.*, 2003). Sin embargo, hay evidencias que muestran que la sequía también afecta el metabolismo del mesófilo reduciendo la capacidad fotosintética (Tezara *et al.*, 1999, Lawlor y Cornic 2002). El comportamiento estomático es fuertemente influenciado por agua y luz y la respuesta del estoma a estas condiciones varía con las especies (Larcher 1995). Debido a que el rol fisiológico del estoma es prevenir la pérdida de agua y facilitar la difusión de CO₂ al mesófilo de la hoja, las células guarda también pueden responder a la concentración intercelular de CO₂ (C_i), el cual es determinado por el CO₂ atmosférico y por la tasa de asimilación del mesófilo (Vavasseur and Rajhendra 2005), permitiendo un estrecho acoplamiento entre g_s y A (Allen y Pearcy 2000); en contraste, la relación entre g_s y A puede ser variable, g_s puede ser independiente de A en las primeras horas de la mañana o después de adaptación a oscuridad debidas a altas concentraciones iniciales de CO₂, posiblemente por causa de la respiración (Allen y Pearcy 2000), también la relación entre A y g_s puede variar por especies, y ser afectado por la luz y el agua (Bai 2005, Portes *et al.*, 2008) durante el crecimiento de la planta.

Por otra parte, a pesar de la necesidad de luz para las plantas ellas no son capaces de usar el 100% de la radiación que les llega para la fotosíntesis (Demming-Adams *et al.*, 1997), bajo alta irradianza las hojas pueden absorber más fotones que los usados en las reacciones de fijación de CO₂ y este exceso de energía con frecuencia lleva a una reducción de la eficiencia del fotosistema II (PSII), especialmente, (Demming-Adams *et al.* 1996, Kato *et al.* 2003). La mayoría de plantas han desarrollado un gran número de habilidades para balancear la captura de energía de los fotones y proteger el aparato fotosintético contra el fotodaño, una disminución en la regulación de la eficiencia del PSII (Φ_{PSII}) por incremento

de la de-epoxidación de xantofilas, es conocido como un mecanismo central para regular o proteger las plantas del fotodaño (Demming- Adams et al 1996, Sanda et al 2011).

Pese a la amplia información existente sobre las limitaciones fotosintéticas en muchos cultivos, poco es conocido sobre la respuesta fisiológica de la guayaba a diferentes factores ambientales en condiciones de campo y mucho menos en regiones andinas tropicales. Los trabajos se han enfocado especialmente a la respuesta de plántulas frente a condiciones hídricas (Walker *et al.*, 1997; Manica *et al.*, 2000; Alves de Sena *et al.*, 2007), bajas temperaturas (Mondragón *et al.*, 2009; Hao et al 2009) y salinidad (Ebert, 2002). En Colombia y específicamente en la provincia de Vélez, Santander, existen diferentes genotipos de guayaba que crecen en diferentes alturas y condiciones ambientales para los cuales se desconoce el comportamiento ecofisiológico que permita entender la relación entre los genotipos, la altitud y los factores ambientales. En este sentido, el trabajo describe y analiza los parámetros fisiológicos de cultivares locales de guayaba, bajo la hipótesis: 1) El desempeño fisiológico de los genotipos de *P. guajava* está relacionado con la variación de los factores ambientales en diferentes épocas y altitudes. 2) Estas respuestas pueden variar en los tres genotipos estudiados permitiendo establecer diferencias en adaptabilidad de estos cultivos a zonas específicas.

Este estudio también aportará elementos desde un punto de vista aplicado para el mejoramiento de los sistemas de producción de *P. guajava* en la región.

Considerando que no se han realizado estudios en guayaba en plantas que crecen en campo y no se tiene un claro entendimiento de los patrones ecofisiológicos de *P. guajava* bajo condiciones naturales, este trabajo busca describir y analizar el desempeño fisiológico de genotipos locales de *P. guajava* entre épocas y variaciones microclimáticas locales, aportando al conocimiento básico de los mecanismos que tienen estas plantas para interactuar con los factores del medio ambiente. Por otra parte, un mejor entendimiento de las respuestas genotípicas a factores ambientales en las zonas de cultivo podría contribuir a delimitar eficientemente zonas de producción, seleccionar genotipos más adaptados, identificar cultivares para mejoramiento genético o mejorar las condiciones de manejo del cultivo.

2.4 Materiales y métodos

2.4.1 Area, período de estudio, ambiente de crecimiento y material vegetal

El estudio de campo fue realizado durante los años 2008 y 2009 en árboles de 8 – 10 años de edad sembrados a distancias de 7 x 7 m de tres genotipos locales de guayaba: Regional Roja (RR), Regional Blanca (RB), Guavatá Victoria (GV). Los árboles presentan alturas que varían entre tres y seis metros y doseles de 3 m de cobertura. Todos los árboles crecieron en fincas en tres localidades: Barbosa (5°56'36"N, 73°36'46"W, 1570 msnm), Puente Nacional (5°57'04"N, 73°41'07"W, 1720 msnm) y Vélez (5°57'03"N, 73°39'45"W, 1890msnm); en la provincia de Vélez, departamento de Santander, al Noreste de Colombia bajo un sistema silvopastoril.

El clima regional es tropical de régimen bimodal con dos períodos húmedos (Abril-Mayo y Octubre-Noviembre) y dos períodos secos (Diciembre-Enero, Junio-Julio). Los suelos en las tres localidades son de tipo Franco (F) a Franco arcilloso (Far), con contenidos altos de materia orgánica y nitrógeno total, con una fertilidad media a baja. Barbosa presenta pH ligeramente ácido y contenidos medios de fósforo (P_2O_5) y K (K_2O), Puente Nacional presenta suelos mediana y fuertemente ácidos con niveles medios a bajos de fósforo (P_2O_5) y Potasio (K_2O), y Vélez presenta pH medianamente ácido, y altos contenidos de K (K_2O) y fósforo disponible (P_2O_5). Durante el período de estudio (2008-2009) cada árbol experimental fue fertilizado con 1,25 kg de roca fosfórica y cal dolomítica, 1,0 kg de urea, 0,5 kg de KCl y 6 kKg de materia orgánica en dos aplicaciones entre Octubre-Noviembre y Abril-Mayo.

▪ Mediciones micrometeorológicas

Los factores ambientales fueron monitoreados cada 20 minutos durante el período de estudio 2008-2009 usando estaciones meteorológicas (Coltein 2008) integradas con sensores de radiación fotosintéticamente activa (PAR) (LI 190 B, LI-COR Inc., Lincoln, NE, EE.UU.), sensores de humedad (RH) y temperatura (THR-102, EE.UU.) y un pluviómetro (Davis Rain colector II 0.2 mm, 07852, Instrumento Davis, EE.UU.) conectados a una unidad de pro Hoboware U12-006 (EE.UU.), un registrador de datos y una interfaz Ref módulo SMI-101 (EE.UU.). La radiación PAR (radiación fotosintéticamente activa), en unidades de densidad de flujo fotónico fotosintético diaria, se registró como la media de todos los registros de 06:00-18:00 h (media PPFD días). El valor máximo PPFD también se registró durante el día (PPFDmax). La humedad relativa (RH) media, máxima y mínima se registró durante los períodos de estudio. El déficit de presión de vapor (VPD) se calculó de acuerdo a Allen et al., (1998). La temperatura media

se registró como la media de todas las mediciones durante el período de estudio y la precipitación anual fue la suma de la precipitación mensual durante los dos años del estudio.

2.4.2 Variación estacional y diurna del potencial hídrico, intercambio de gases y fluorescencia de la clorofila a en el primer período de producción (época seca) y segundo período de producción (época húmeda) en tres genotipos regionales de guayaba

Durante junio y noviembre de 2008 y 2009 se realizaron mediciones del potencial hídrico foliar (ψ_w) usando una bomba de presión (PMS instruments modelo 610); la fotosíntesis neta A_{net} , conductancia estomática (g_s), transpiración (E), concentración intercelular de CO_2 (C_i), temperatura foliar (T_l), usando un analizador de gases en infrarojo IRGA (LCA-4, ADC BioScientific Ltd., Great Amwell Herts, England), operado a un flujo de $180 \mu\text{mol s}^{-1}$. Todas las mediciones fueron llevadas a cabo durante dos días consecutivos, entre las 7:00 y 15 horas, en cuatro hojas de cuatro árboles escogidos al azar. Se presentan datos representativos.

Las mediciones de fluorescencia de la clorofila a fueron realizadas en la misma rama y hojas utilizadas en las determinaciones de intercambio de gases, usando un fluorómetro portable de amplitud modulada (FMS2 Hansatech Instruments Ltda., UK), evitando sombrear la superficie de la hoja. Se utilizaron cuatro árboles y 4 hojas por árbol. La nomenclatura y el cálculo de todos los parámetros se siguió de acuerdo a Maxwell y Jhonson (2000). Se calculó la eficiencia fotoquímica potencial del fotosistema II (PSII) que indica el rendimiento cuántico cuando todos los centros de reacción del PSII estuvieran abiertos (oxidados) $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$, F_o (fluorescencia basal), F_m (fluorescencia máxima), F_v (fluorescencia variable). Estos valores fueron tomados en el prealba (3:00 horas). La eficiencia intrínseca de los centros de reacción abiertos del PSII (F_v'/F_m') fue calculada bajo irradiación. ϕ_{PSII} fue calculada por la relación $(F'm - F's)/F'm = \Delta F/F'm$ (Genty et al., 1989). La tasa de transporte de electrones (J o ETR) fue estimada de acuerdo a Maxwell y Jhonson (2000) con la relación $\Delta F/F'm \times \text{PPFD} \times 0.5 \times 0.84$.

2.4.3 Respuesta de la fotosíntesis a la radiación (PPFD) y a la concentración de CO_2 en tres genotipos regionales de guayaba

Las mediciones de curvas de respuesta fotosintética a la luz (A_n/PPFD) se realizaron durante la época seca (junio-julio), en hojas totalmente expandidas, de la parte media del dosel de tres árboles, por genotipo y localidad desde las 08:00 h a 13:00h, con un analizador de gases en infrarojo (Licor 6400 operado a un flujo de $180 \mu\text{mol s}^{-1}$). A_n fue

determinado a diferentes niveles de PPFD (400, 600, 800, 1000, 1200, 1500, 400, 200, 100, 50, 0 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a 380 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Los parámetros, fotosíntesis máxima (A_{max}), punto de saturación lumínica (PSL), punto de compensación lumínica (PCL) y respiración oscura (R_d), fueron calculados de acuerdo al modelo de Michaelis-Menten (Givinish et al., 2004)

2.4.4 Variación del intercambio de gases durante el crecimiento del fruto en tres genotipos regionales de guayaba

De cada árbol se escogieron al menos 9 ramas con flores al inicio de la antesis las cuales fueron marcadas. En las hojas fuente de los respectivos frutos, escogidas como las hojas presentes en el mismo nudo del fruto, se realizaron tres monitoreos durante el ciclo de crecimiento del fruto. Fruto verde (FV: desde el cuajado del fruto a 109 días); fruto en madurez fisiológica (FMF: frutos de 110 a 130 días); Fruto maduro (FM de 131 a 160 o 180 días de acuerdo a la localidad).

2.4.5 Análisis estadístico

Se utilizó un diseño muestral de campo en donde los tres genotipos se encontraban en las tres localidades. Cuatro árboles de tres genotipos aleatoriamente distribuidos dentro de fincas locales fueron marcados y monitoreados en sus características ecofisiológicas. El efecto de los factores época, ambiente, genotipo, hora y sus interacciones fue medido como se indica en el punto 2.51 y 2.52 de este capítulo. Se usó un modelo de ANOVA factorial de acuerdo a la siguiente ecuación: $Y_{ijk(l)} = \mu + G_i + E_j + Ep_k + G_i * E_j + G_i * Ep_k + \varepsilon_{(ijk)l}$, donde $Y_{ijk(l)}$ es la 1st réplica ($l = 1, 2, 3, 4$), del i^{th} Genotipo (G_i : RB, GV, o RR), j^{th} ambiente (E : Barbosa, Puente Nacional, o Vélez), k^{th} época (Ep_k : junio y noviembre), μ es el efecto de la media; G , E y Ep son los efectos estimados, y ε es el error del modelo. Con efectos significativos en el ANOVA para uno o más factores ($P < 0.05$), se aplicó una prueba de Tukey. La prueba fue realizada usando el software: Statistix version 9.0.

La intensidad y significancia de las relaciones entre las variables ambientales y ecofisiológicas, se determinaron usando coeficientes de correlación de Pearson. Todas las variables fueron transformadas con \log_{10} para obtener linealidad, y se ajustaron después a modelos de regresión lineal que recogían el mayor porcentaje de la variabilidad a través de un modelo de regresión lineal múltiple por pasos (stepwise), de esta forma las variables tasa fotosintética (A_N), conductancia estomática (g_s), concentración intercelular de CO_2 (C_i), F_v/F_m , ΦPSII y ETR fueron modeladas a través de una regresión lineal paso a paso como sigue: $Y_{ij(l)} = a + bX_{1i} + cX_{2i} + dX_{3i} + eX_{4i} + fX_{5i} + gX_{6i} + hX_{7i} + \varepsilon_{ij(l)}(2)$, donde l es la 1st observación de la i^{th} característica fisiológica; a, b, c, d, e, f, g y h son coeficientes de

regresión y las letras capitales, son los efectos principales. X_{1i} = media diaria de la densidad de flujo fotónico fotosintético PPFD ($\mu\text{mol fotones.m}^{-2}\text{s}^{-1}$); X_{2i} = máximo de ladensidad de flujo fotónico fotosintético PPFD_{max}; X_{3i} = temperatura media ($^{\circ}\text{C}$); X_{4i} = efecto de la temperatura mínima (T°_{min} , $^{\circ}\text{C}$), X_{5i} = humedad relativa (RH, %); X_{6i} = déficit de presión de vapor del aire (VPD kPa); X_{7i} = Precipitación (mm); ε = error experimental del modelo.

2.5 Resultados

2.5.1 Variación de las condiciones microclimáticas, el potencial hídrico, fotosíntesis y fluorescencia de la clorofila a en períodos secos y húmedos en tres genotipos regionales de guayaba

En este primer componente se comparó la respuesta fisiológica de tres genotipos locales de *Psidium guajava* de tres localidades en relación a los cambios ambientales en dos épocas climáticas, estableciendo qué factores ambientales influyen en los procesos fisiológicos de la guayaba.

Las condiciones climáticas PPFD, humedad relativa, temperatura, DPV del aire y lluvias del mes de junio que corresponde al primer período de cosecha de guayaba e históricamente al verano de mitad de año, y noviembre que corresponde a la cosecha principal dentro del segundo período de lluvias del año, son resumidas en la Tabla 2.1.

Noviembre de 2008 tuvo una tendencia de mayor radiación media y máxima que Junio del mismo año. La radiación máxima registrada en las tres localidades fue mayor en Puente Nacional en Noviembre de 2008. En el año 2009 Barbosa presentó una mayor radiación media y máxima durante el mes de junio, y en Puente Nacional y Vélez esta variable fue similar en los dos meses evaluados. La temperatura media tuvo leves variaciones en los dos años y meses de estudio, en cambio la temperatura mínima presentó fuertes variaciones; la temperatura mínima más baja registrada se presentó en el mes de junio de 2008 en Puente Nacional y en noviembre de 2008 en Vélez.

El fenómeno de “la niña” que afectó la zona en los años 2007 y 2008 se reflejó en esta variabilidad del clima por un incremento de la precipitación en meses tradicionalmente secos como junio que influyeron sobre la humedad relativa, la radiación y la temperatura. La humedad relativa fue más baja en el mes de junio de 2009 en todas las localidades excepto en Vélez, la HR mínima siempre fue más baja en el mes de junio comparada con noviembre. El DPV evidenció una mayor demanda evaporativa del aire en junio comparada con noviembre, siendo mayor en Puente Nacional, seguido por Barbosa y Vélez.

Las tres localidades fueron más húmedas en el año 2008 donde se registró una mayor precipitación en comparación con el 2009. Una precipitación superior a 250 mm mensuales se recibió en mayo y octubre de 2008 y marzo y octubre de 2009.

Tabla 2.1 Variables ambientales durante el período de estudio época de junio (jun) y noviembre (Nov) de 2008 y 2009 en las localidades de Barbosa, Puente Nacional y Vélez, Santander, Colombia. HR, humedad relativa, PAR radiación fotosintéticamente activa, DPV déficit de presión de vapor.

Variables	Puente Nacional				Barbosa				Vélez			
	2008		2009		2008		2009		2008		2009	
	Jun	Nov	Jun	Nov	Jun	Nov	Jun	Nov	Jun	Nov	Jun	Nov
HR %												
<i>Media</i>	95,9	87,4	84,2	78,1	85,3	87,4	84,5	77,14	87,3	90,7	84,4	81,7
<i>Máxima</i>	99,7	100	100	99,2	95,4	100	100	100	95,7	100	100	100,0
<i>Mínima</i>	20,6	45,5	41,8	57,0	13,4	46,5	36,2	54,28	27,6	44,1	40,3	63,5
Temperatura °C												
<i>Media</i>	17,8	19,2	19,5	20,4	19,1	19,6	19,6	20,42	17,5	17,2	18,2	18,0
<i>Máxima</i>	28,8	29,7	30	28,2	30,0	28,2	30	27,44	24,1	26,2	29	23,8
<i>Mínima</i>	4,0	12,9	9,3	12,7	11,2	10,9	11,2	13,4	13,9	4,0	10,7	12,2
PAR ($\mu\text{moles fotones/m}^2\text{s}$)												
<i>Media</i>	123	288	338	312,0	156,9	418,4	376,5	325	161	301,8	330	251
<i>Máxima</i>	996,8	2233	1813	1903,0	995,3	2233	1955	1747	918	2149	1925	1890
DPV (KPa)												
<i>Media</i>	2,8	2,6	2,8	2,4	2,7	2,5	2,8	2,3	2,6	2,5	2,7	2,0
Precipitación (mm)												
	201,7	145,8	136,8	142,0	62,9	170,0	115,6	108,2	111,2	86,2	20,6	133,6

La respuesta del potencial hídrico foliar al microclima (Figura 2.1) varió fuertemente con la época y mostró diferencias significativas en la interacción G*E y G*Ep ($F=6.46$ $gl=4$

$P<0.0001$). Los genotipos GV y RB de Barbosa registraron el potencial hídrico más bajo (-1.6 MPa) al medio día, en todos los muestreos y épocas, en contraste con el genotipo RB de Puente Nacional que en promedio tuvo el potencial hídrico más alto al medio día (-0.5 MPa) (Figura 2.1 B).

Los potenciales prealba (3:00horas) más bajos se presentaron en Vélez especialmente en noviembre de 2009 indicando baja cantidad de agua en la capa superficial del suelo. Para las otras dos localidades y épocas se presentó una mejor recuperación del potencial hídrico durante la noche(Figura 2.1 A, B, C). En Junio y noviembre de 2009 los genotipos de guayaba mostraron más bajos potenciales hídricos, que en junio y noviembre de 2008 donde predominaron altos potenciales hídricos debido a mayor disponibilidad de agua por el fenómeno de “la Niña”. En cada uno de los dos años evaluados el mes de noviembre presentó mayor tensión para la economía del agua de los genotipos de guayaba, comparado con el mes de junio, diferencia relacionada con la humedad relativa del ambiente (Tabla 2.1).

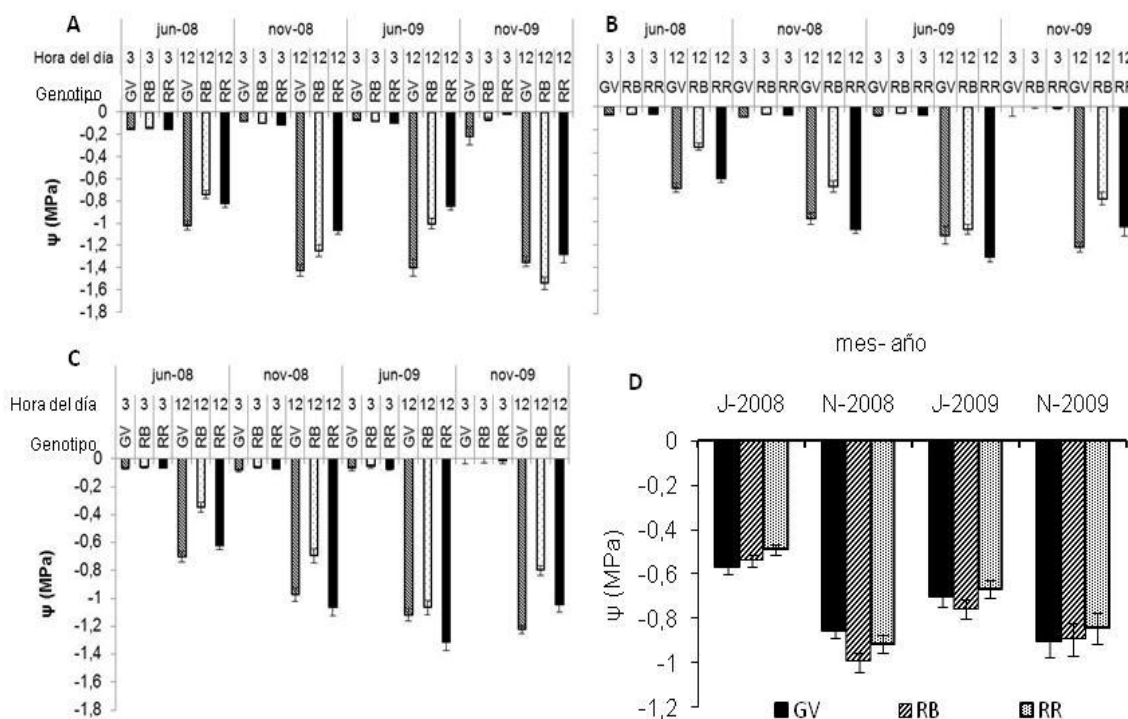


Figura 2.1: Potencial hídrico de la hoja de los genotipos Guavatá Victoria GV, Regional Blanca RB, Regional Roja RR, (n= 12) a las 3:00 (3) y 12:00 (12) horas en Barbosa(A), Puente Nacional(B), Vélez(C). Durante junio y noviembre de los años 2008 y 2009. Promedios por época año (D). ψ (potencial hídrico foliar en MPa)

Una significativa variación de A y g_s (Figura 2.2) se presentó entre épocas en los tres genotipos, (A : $F=14,85$ $gl=2$ $P=0,00$; g_s : $F=6,02$ $gl=2$ $P=0,0025$). Valores más altos de A y g_s se presentaron en noviembre donde la PPFD estuvo por arriba de 1700 $\mu\text{moles fotones/m}^2\text{s}$ y una menor demanda evaporativa con DPV menor a 2,5 kPa (Tabla 2.1). La tendencia de C_i y UEA fue contraria, es decir, que estos parámetros fueron menores en noviembre. A y g_s tuvieron un decrecimiento significativo en el período de junio en donde se presentó una mayor demanda evaporativa relacionada con una HR que decae considerablemente a valores mínimos, más bajos que en noviembre, y donde el DPV del ambiente incrementa.

Los factores ambientales que tuvieron una correlación significativa con el bajo comportamiento fotosintético para la época de junio fueron la precipitación y la temperatura mínima (Figura 2.3). En noviembre la tasa fotosintética correlacionó positivamente con el DPV y la temperatura media del ambiente (Figura 2.4). La conductancia estomática correlacionó con la PAR solo en la época de noviembre (Figura 2.4). El UEA presentó una tendencia contraria a A , es decir que en noviembre el UEA fue menor, mientras que en junio fue más alta; en junio este comportamiento está correlacionado negativamente con la temperatura de la hoja y la temperatura del ambiente y positivamente con la precipitación y la humedad relativa (Figura 2.3), en tanto que en noviembre los factores ambientales T_l , precipitación, PAR y DPV correlacionaron negativamente con la UEA (Figura 2.4).

El material RB presentó la más alta A_{net} promedio entre épocas con $9,7 \mu\text{moles/m}^2\text{s}^{-1}$ en la época de noviembre en Puente Nacional; en tanto que la más baja media entre épocas ($2,3 \mu\text{moles/m}^2\text{s}^{-1}$) fue observada en RB de la localidad de Barbosa.

Relaciones contrarias entre A_{net} y g_s se encontraron en las dos épocas de estudio, mientras en noviembre esta relación fue negativa ($A_{\text{net}}=8,1907-0,8232*g_s$ $R^2=0,61$), en Junio fue positiva ($A_{\text{net}}=3,1050 + 6,6978*g_s$ $R^2=0,47$). Esto indica que en noviembre a pesar de existir una restricción estomática la tasa fotosintética no se ve afectada drásticamente.

Las variedades de guayaba presentaron distinto comportamiento fotoquímico en las dos épocas de muestreo (Figura 2.2). Los valores prealba de la eficiencia fotoquímica de PSII (F_v/F_m) variaron leve y significativamente de 0,82 en Junio a 0,83 en Noviembre, pero no se encontraron diferencias en las interacciones *Época x material* ($F=5,28$ $gl=2$ $P=0,051$) o *material por localidad* ($F=1,99$ $gl=4$ $P=0,093$); en cuanto a los factores principales no fue significativo el efecto del *material* ($F=0,43$ $gl=2$ $P=0,65$), pero sí de la *localidad* ($F=12,69$ $gl=2$ $P=0,000$), indicando que en la época de junio la fotoquímica primaria del PSII se ve levemente afectada, hecho que estuvo correlacionado con la temperatura mínima y la disminución de la precipitación (Figura 2.3). El rendimiento cuántico del PSII ϕ_{PSII} tuvo variaciones significativas en la interacción *Época x material* ($F=24,31$ $gl=2$ $P=0,0000$), el valor más bajo fue en noviembre en la variedad RR de Vélez y RB de

Barbosa y también estuvo correlacionado con la temperatura mínima (figura 2.4). La tasa de transporte de electrones relativa a través del PSII (ETR), a pesar de la significancia estadística ($F=9,78$ $gl=2$ $P=0,0001$) no mostró una particular tendencia entre épocas de muestreo.

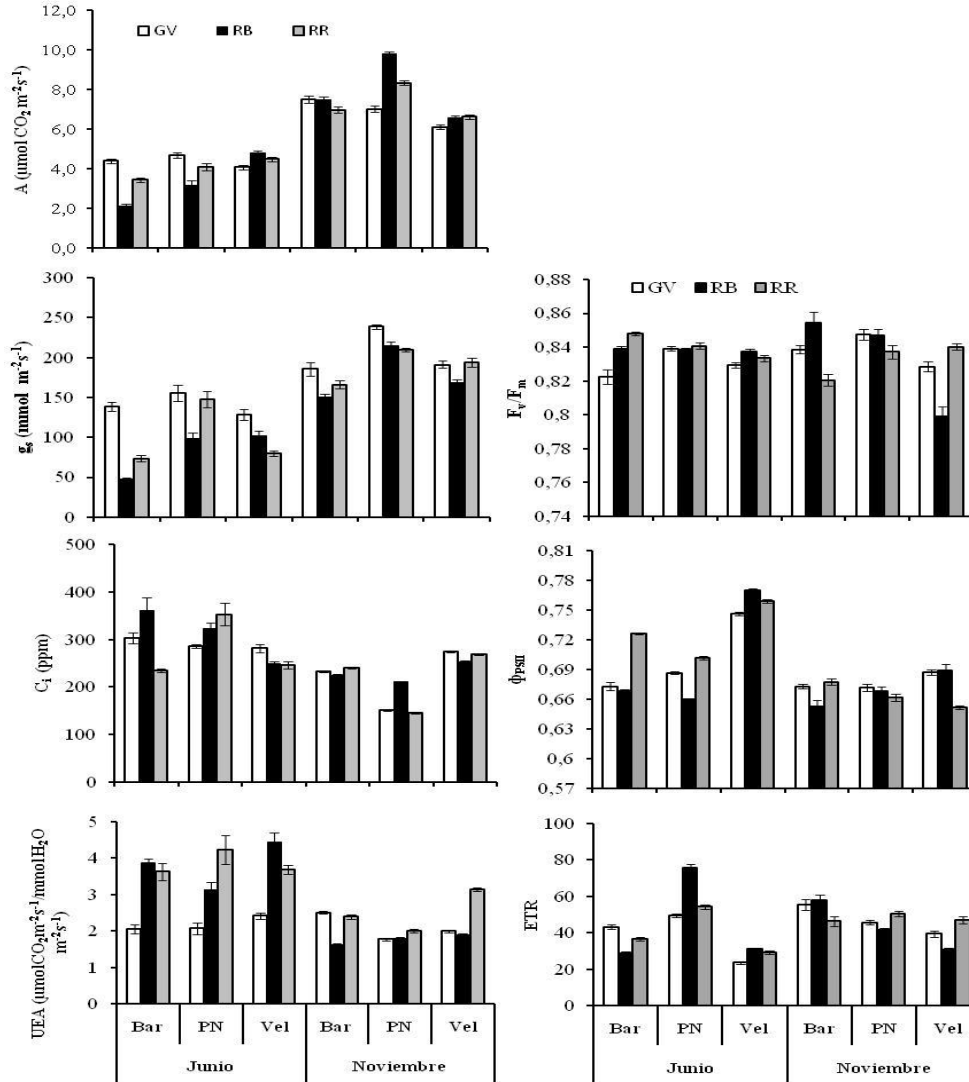


Figura 2.2: Comportamiento de intercambio de gases y fotoquímica de los genotipos Guavatá Victoria GV, Regional Blanca RB, Regional Roja RR, ($n=12$) en Barbosa, Puente Nacional y Vélez. Época húmeda noviembre y seca junio de 2009. A: Tasa de fotosíntesis, g_s : conductancia estomática, C_i : concentración intercelular de CO_2 , UEA: uso eficiente del agua, F_v/F_m : eficiencia fotoquímica potencial del fotosistema II (PSII), ϕ_{PSII} : eficiencia cuántica del fotosistema II, ETR: Tasa de transporte de electrones. Todos son valores medios tomados entre las 7:00 y 12:00 horas de las tres localidades Barbosa, Puente Nacional y Vélez.

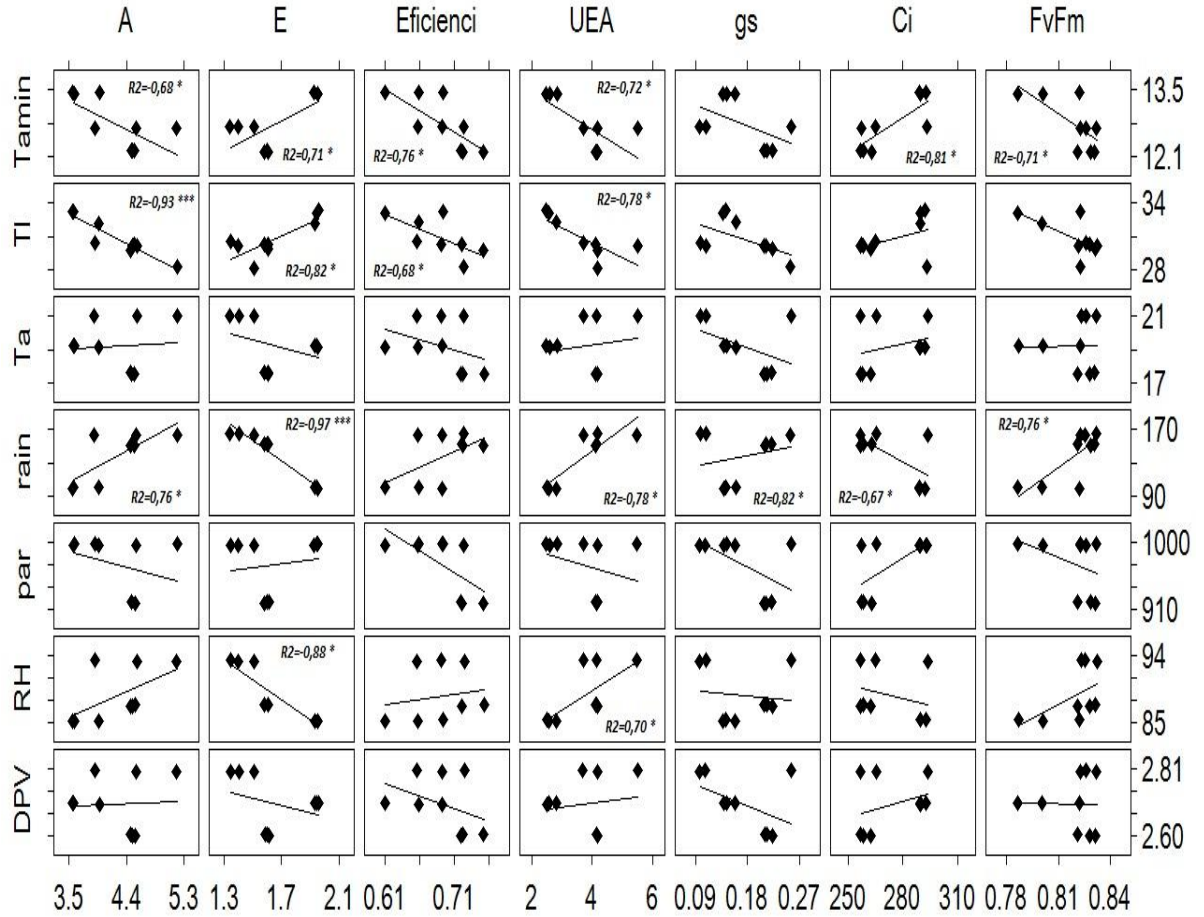


Figura 2.3 Correlaciones de Pearson comparando variables de intercambio de gases y fotoquímico con factores ambientales de Junio de los materiales Guavatá Victoria GV, Regional Blanca RB, Regional Roja RR, (n= 12) en Barbosa, Puente Nacional y Vélez. Se presenta el valor de R^2 y la probabilidad $P < 0.05$ (*), $P < 0.01$ (**), $P < 0.001$ (***), las correlaciones que no muestran estos valores no fueron significativas ($P > 0.05$). A: Tasa de fotosíntesis ($\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), E: Tasa de transpiración ($\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), Eficiencia: ϕPSII , eficiencia cuántica del fotosistema II, gs: conductancia estomática ($\text{mol}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), Ci: concentración intercelular de CO_2 , F_v/F_m : Eficiencia cuántica potencial del fotosistema II, Tamin: Temperatura mínima del aire ($^{\circ}\text{C}$), TI: temperatura de la hoja ($^{\circ}\text{C}$), Ta: temperatura media del ambiente, rain: Precipitación (mm), PAR: Radiación fotosintéticamente activa (μmol de fotones/ m^2s^{-1}), RH: humedad relativa del ambiente (%), DPV: déficit de presión de vapor (kPa).

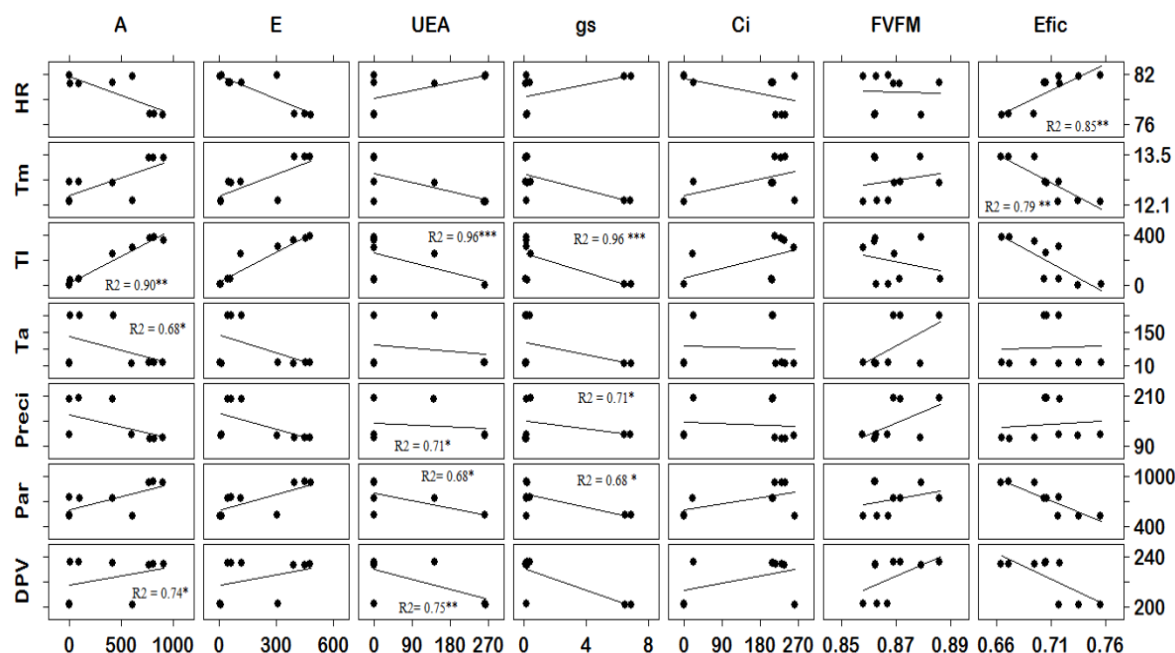


Figura 2.4 Correlaciones de Pearson asociando variables de intercambio de gases y fotoquímica con factores ambientales. Época húmeda noviembre. Materiales Guavatá Victoria GV, Regional Blanca RB, Regional Roja RR, (n= 12) en Barbosa, Puente Nacional y Vélez. Se presenta el valor de R^2 y la probabilidad $P < 0.05$ (*), $P < 0.01$ (**), $P < 0.001$ (***), las correlaciones que no muestran estos valores no fueron significativas ($P > 0.05$). A: Tasa de fotosíntesis ($\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), E: Tasa de transpiración ($\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), Eficiencia: ϕPSII , eficiencia cuántica del fotosistema II, gs: conductancia estomática ($\text{mol}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), Ci: concentración intercelular de CO_2 , F_v/F_m : Eficiencia cuántica potencial del fotosistema II, Tamin: Temperatura mínima del aire ($^{\circ}\text{C}$), Tl: temperatura de la hoja ($^{\circ}\text{C}$), Ta: temperatura media del ambiente, rain: Precipitación (mm), PAR: Radiación fotosintéticamente activa (μmol de fotones/ m^2s^{-1}), RH: humedad relativa del ambiente (%), DPV: déficit de presión de vapor (kPa).

Agrupando los valores de las tres localidades y genotipos para junio y noviembre, a través de análisis de regresión múltiple paso a paso (Stepwise) (Tabla 2.5). Se encontró que el DPV, la PPFD y la Tl fueron las variables ambientales de mayor incidencia en el desempeño fisiológico de guayaba durante el periodo seco en el mes de junio. (Tabla 2.2). Al contrario durante el mes de noviembre correspondiente al segundo periodo de lluvias, solo la Tl influyó en el comportamiento de las principales variables fisiológicas, a excepción del uso eficiente del agua UEA y la eficiencia cuántica del PSII, donde DPV y PPFD respectivamente también tuvieron un efecto significativo. La disminución de la tasa de fotosíntesis en junio estuvo explicada en un 88% por incrementos de la temperatura

foliar, en contraste en la época de noviembre la temperatura de la hoja explicó positivamente la variación de la tasa de fotosíntesis en un 79%. (Tabla 2.2).

Tabla 2.2 Modelos de regresión lineal paso a paso de las características fisiológicas: fotosíntesis neta (A_{net}), conductancia estomática (gs), rendimiento cuántico del PSII (ϕ_{PSII}), eficiencia fotoquímica potencial del PSII (F_v/F_m), P precipitación, DPV Déficit de presión de vapor, TI temperatura de la hoja; PPFD Densidad de flujo fotónico fotosintético, obtenidos de tres genotipos de guayaba bajo tres ambientes. Se muestra el R^2 y la significancia. Probabilidades $P < 0.05$ *, $P < 0.01$ **, $P < 0.001$ ***; ns = no-significativo

Variable dependiente	Ecuaciones de Regresión lineal Junio	R ²
A_{net} =	$3.851 - 2.170 (TI)^{***}$	0.89
gs=	$-39.742 - 34.345(DPV)^{**} + 23.480(PPFD)^{**} - 11.004(TI)^{**}$	0.95
C_i =	$-9.640 - 5.791(DPV)^{**} + 5.513(PPFD)^{**} - 1.280(TI)^{*}$	0.90
E=	$-20.540 - 12.051(DPV)^{***} + 9.200(PPFD)^{**} - 1.028(TI)^{**}$	0.98
UEA=	$31.260 + 14.530(DPV)^{**} - 0.745(PPFD)^{**}$	0.84
ϕ_{PSII} =	$1.054 - 0.816 (TI)^{*}$	0.47
Ecuaciones de Regresión lineal Noviembre		
A_{net}	$0.502 + 0.252(TI)^{**}$	0.80
gs	$0.579 - 0.820 (TI)^{***}$	0.76
C_i	$-0.139 + 1.624(TI)^{***}$	0.99
E	$-0.951 - 0.242(TI)^{*}$	
UEA	$0.814 + 3.730(DPV)^{**} - 1.540(TI)^{***}$	0.99
ϕ_{PSII}	$0.251 - 0.141(PPFD)^{**}$	0.79
F_v/F_m	ns	

2.5.2 Variación diurna de factores ambientales, A_{net} , gs, C_i , E, parámetros de fluorescencia de la clorofila a, y potencial hídrico durante dos períodos de cosecha (junio y noviembre) en tres genotipos regionales de guayaba

Este componente analizó el comportamiento ecofisiológico de *Psidium guajava* en ciclos diurnos bajo condiciones naturales, es decir bajo las condiciones naturales de radiación sobre el dosel, comparando dos períodos de cosecha que corresponden respectivamente también a un período seco y el final del segundo período húmedo, con el fin de determinar cuál genotipo tiene mejor desempeño de acuerdo al ambiente. Se analizan e interpretan las posibles causas del comportamiento diurno.

La característica más notable de las condiciones diarias del clima durante junio en las localidades de Puente Nacional y Barbosa fue una mayor PPFD la cual llega a valores de 1800 y 1900 $\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$ al medio día, en comparación con 1400 y 1500 $\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$ durante noviembre (Figura 2.5). La diferencia entre junio y noviembre en los cambios diurnos de PPFD para la localidad de Vélez fue menor y con un comportamiento contrario a las localidades de Puente Nacional y Barbosa; es decir, que se alcanzaron valores más altos en noviembre (Figura 2.5).

La diferencia de cambios de temperatura media entre épocas fue muy pequeña pero entre localidades se presenta una mayor temperatura al medio día en Puente Nacional y Barbosa comparado con Vélez que presentó una temperatura 4°C más baja (Figura 2.5).

La humedad relativa sigue una tendencia contraria, un 95-100% fue registrado durante la madrugada y primeras horas de la mañana en todas las localidades y épocas. Durante noviembre se registró la más baja humedad relativa en Puente Nacional y Barbosa (55%) comparada con Vélez que fue 13% más alta. Durante junio en Barbosa se registró una disminución de la humedad relativa que llegó a 70%, entre las 9-14 horas, en Vélez se presentó un decaimiento que llega a 60-65% y en Puente Nacional permaneció relativamente alta (85%) durante el mismo período del día; en general, se observa una mayor HR durante las horas del día en la época de junio, contrario a lo esperado (Figura 2.5).

En la figura 2.6 se observa que en noviembre y bajo condiciones naturales los valores máximos de A_{net} , fueron encontrados entre las 7:00 y 8:00 h en Barbosa y Puente Nacional (GV= 12,7 y 10,9 $\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$, RB= 10,1 y 13,2 $\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$, RR= 9,4 y 10,1 $\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$); en contraste en Vélez los valores máximos fueron encontrados entre las 9 y 12:00 h (GV= 8,5 $\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$, RB= 10,2 $\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$, RR= 9,4 $\mu\text{moles}/\text{m}^2\text{s}^{-1}$), con valores bajos en las primeras horas de la mañana y en la tarde.

La conductancia estomática a vapor de agua (gs) exhibe un valor pico entre 0,2 y 0,5 $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en las primeras horas de la mañana seguido por un cierre estomático rápido en los materiales GV y RB de Bar y PN respectivamente, en RR las variaciones son menores (Figura 2.6). La concentración subestomática de CO_2 (C_i) fue más alta en la mañana y al final de la tarde disminuyendo al medio día (Figura 2.6).

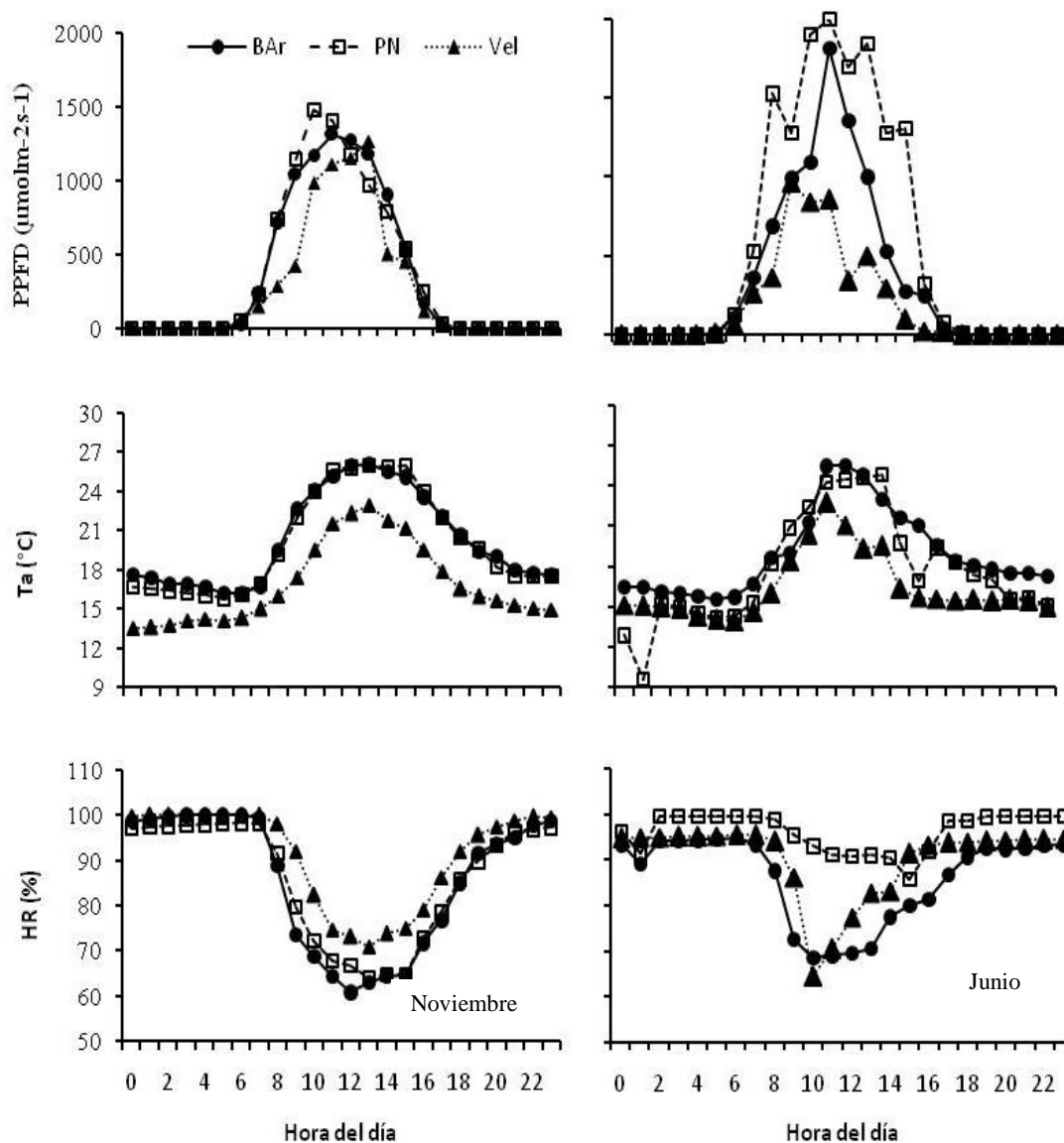


Figura 2-5: Cambios diurnos en PPFD, Temperatura del aire (T_a) y humedad relativa en dos días por localidad correspondientes a los días en donde se realizaron las mediciones fisiológicas. Barbosa (Bar) Puente Nacional (PN) y Vélez (Vel) durante la época húmeda (noviembre) y seca (junio) cuando se hicieron las mediciones de intercambio de gases y fluorescencia de la clorofila de las hojas.

La tasa de transpiración (E) en Barbosa y Vélez incrementa durante las primeras horas de la mañana, con un máximo a media mañana, a partir del cual se reduce en las siguientes horas del día. En PN sigue un patrón diferente de acuerdo a la variedad.

En la figura 2.6 se observa que en junio la tasa de asimilación neta de los tres genotipos fue significativamente menor en las tres localidades Bar, PN y Vel ($GV= 5,35; 5,2$ y $5,6$

$\mu\text{moles/m}^2\text{s}^{-1}$, RB= 3,9; 6,5 y 6,1 $\mu\text{moles/m}^2\text{s}^{-1}$, RR= 6,0; 5,8 y 5,8 $\mu\text{moles/m}^2\text{s}^{-1}$ respectivamente) ($F=14,85$ $gl=2$ $P=0,0000$), posiblemente por una mayor restricción estomática. Para el material GV en las tres localidades y RB en Vélez, gs alcanzó los niveles máximos en las primeras horas de la mañana cuando las condiciones hídricas de la planta son la más favorables y hay menos déficit de presión de vapor, superando las mediciones de noviembre para luego disminuir abruptamente en las horas siguientes del día a valores más bajos que en noviembre. Los valores de gs en RR y RB de Bar y PN fueron menores comparados con noviembre. Se encontraron diferencias significativas en la interacción G* E: ($F=3,39$ $gl=4$ $P=0,0089$)

Los valores de Ci por el contrario tuvieron una tendencia a incrementar durante la época seca, la interacción época por genotipo fue estadísticamente significativa ($F=3,10$ $gl=2$ $P=0,045$). En concordancia con gs, en junio se presentó una significativa reducción de E en todos los materiales y localidades ($F=44,39$ $gl=2$ $P=0,0000$). Durante el día, E incrementa hacia el mediodía en todas las variedades y localidades pese a que a esa misma hora se presenta disminución de gs (Figura 2.6).

Se encontraron diferencias significativas en el comportamiento de ϕ_{PSII} durante el día ($F=23,09$ $gl=6$ $P=0,0000$); la tendencia muestra que durante las primeras horas de la mañana y en la tarde el rendimiento cuántico del PSII (ϕ_{PSII}) permaneció sin cambios entre noviembre y Junio, en las tres localidades (Bar, PN y Vel) y entre los genotipos de guayaba (GV, RB y RR) (Figura 2.7). Al medio día ϕ_{PSII} decayó solo en GV y RB de Barbosa, y en RB y RR en Vél; en PN el comportamiento fue similar entre materiales y época.

La ETR fue mayor en junio que en noviembre, interacción Ep x G significativa ($F=18,64$ $P<0,0001$). Así mismo durante el día se presentaron diferencias, con una interacción significativa G x H ($F=4,79$ $gl=6$ $P=0,0001$), es decir que la hora del día incide sobre la tasa de transporte de electrones de cada genotipo, con un máximo al medio día y valores bajos temprano en la mañana y al final de la tarde. No se presentaron diferencias en GxE ($F=0,66$ $P=0,62$), es decir, que sin tener en cuenta la época o la hora, los genotipos se comportan de forma similar en relación a los ambientes; teniendo en cuenta la hora y la época, GV en Barbosa y Vélez presentó la máxima ETR a las 9:00 horas y al medio día respectivamente durante noviembre. Otros genotipos tuvieron una ETR en junio como GV en Bar al medio día y RB en PN y Vel a las 9:00 horas y al medio día respectivamente (Figura 2.7).

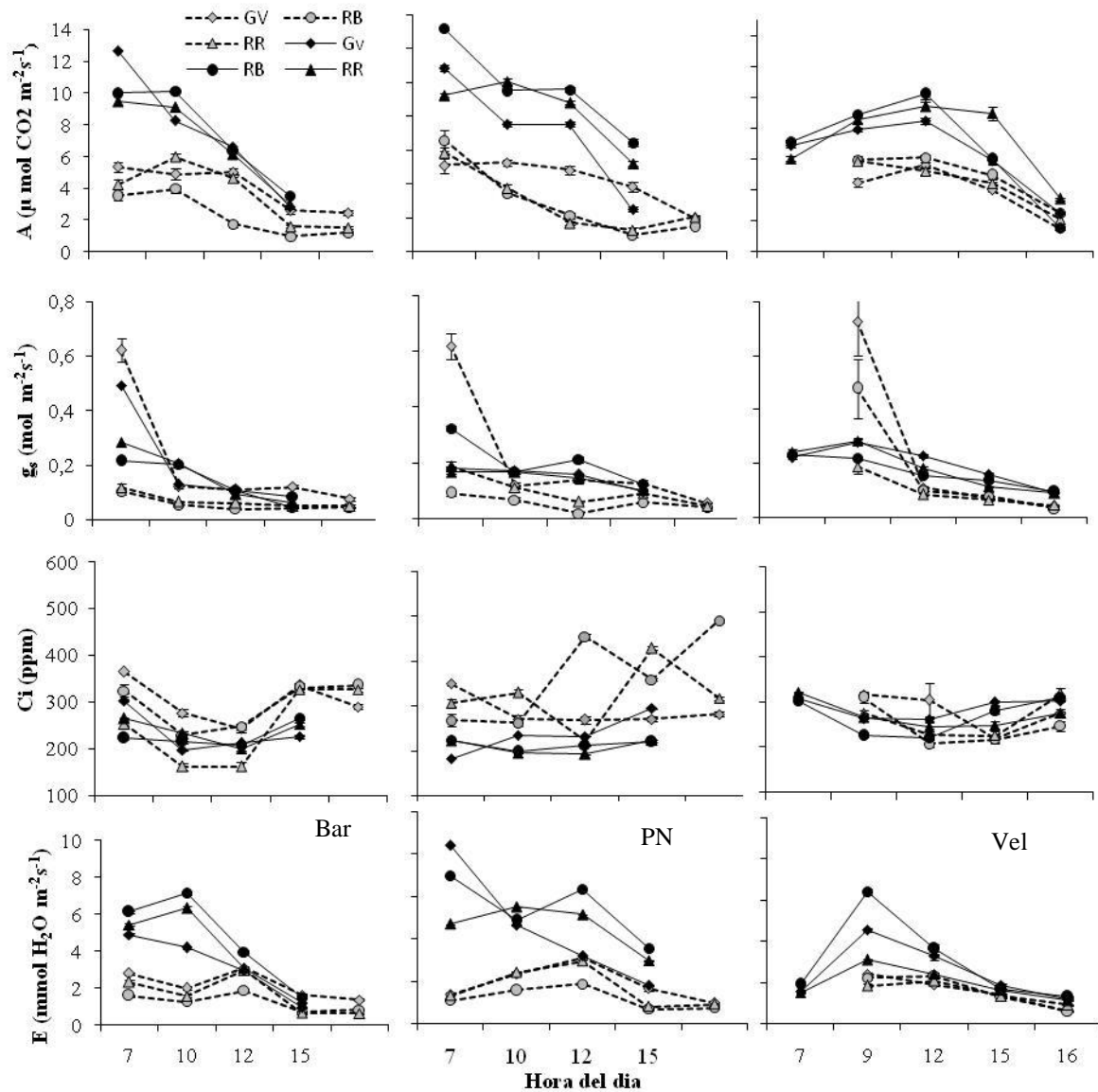


Figura 2-6: Media \pm ES de cambios diurnos de A_{net} , g_s , C_i , E . Cuadro izquierdo (Bar: Barbosa), medio (PN: Puente Nacional) y derecho (Vel: Vélez). De tres materiales de guayaba GV rombos, RB círculos y RR triángulos durante dos días en noviembre (líneas sólidas de color negro) y junio (líneas punteada color gris). La radiación incidente fluctuó entre 200 y 500 μmol de foton $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

Especialmente en junio, en casi todos los materiales y en todas las localidades la ϕ_{PSII} disminuye y la ETR incrementa al medio día cuando la PPFD, la temperatura y el déficit hídrico incrementan, indicando una posible foto inhibición dinámica como mecanismo de fotoprotección.

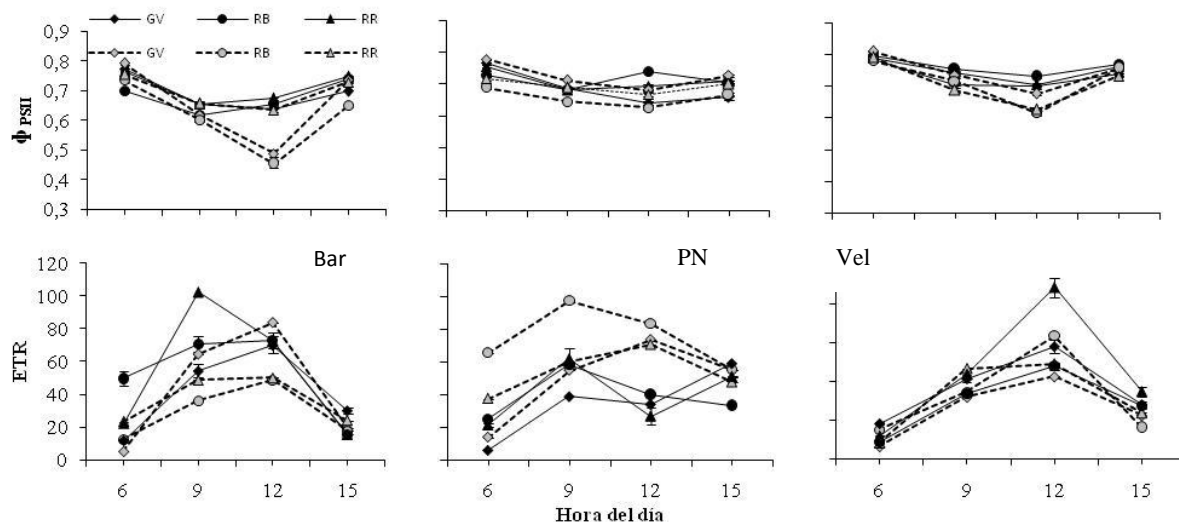


Figura 2.7 Media \pm ES de cambios diurnos de ϕ_{PSII} y ETR. Cuadro izquierdo (Bar: Barbosa) medio (PN: Puente Nacional) y derecho (Vel: Vélez). De tres materiales de guayaba Guavatá Victoria GV rombos, Regional Blanca RB círculos y Regional Roja RR triángulos durante dos días en noviembre (línea sólida de color negro) y junio (línea punteada color gris). (2008-2009).

Contrario a lo esperado el promedio diario del potencial de agua foliar (figura 2.8) fue más bajo en noviembre (-0,63) que en junio (-0,39), en todas las localidades, con interacción significativa $E_{px} E$ ($F=4,2$; $gl=2$ $P=0,0148$). No se presentaron diferencias significativas en la interacción $G \times E$ ($F=1,10$; $gl=4$ $P=0,3547$) ni en el factor principal genotipo ($F=0,78$ $gl=2$ $P=0,4601$), es decir que la respuesta del potencial hídrico de los genotipos de guayaba fue igual en todos los ambientes y dentro de un mismo ambiente en todos los genotipos. Se observó que el factor principal ambiente fue altamente significativo en el potencial hídrico ($F=11,41$; $gl=2$ $P<0,0001$).

La tendencia diaria muestra bajos potenciales al medio día. Durante junio esta caída fue evidente desde las 9:00 horas en todos los genotipos en Barbosa y Puente Nacional, en tanto que en Vélez esta tendencia fue más evidente en el genotipo RR, con recuperación parcial en la tarde y en la noche. Un mayor potencial hídrico en el prealba se presentó en junio en comparación con noviembre (Figura 2.8).

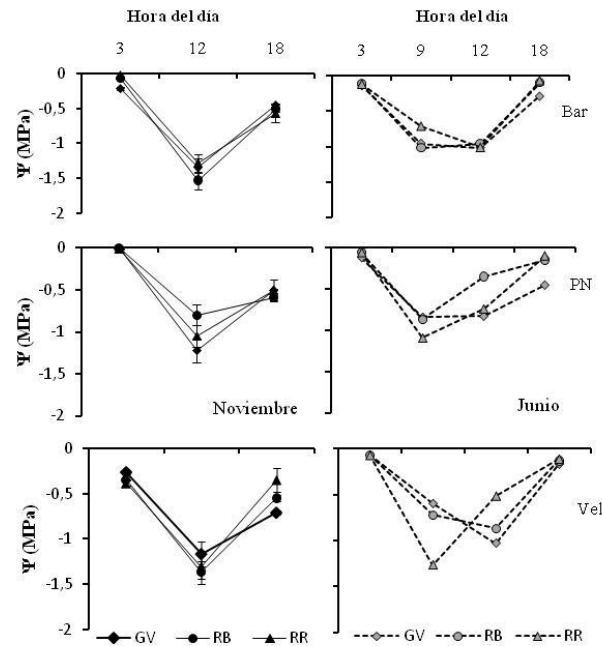


Figura 2.8 Media \pm ES de cambios diurnos de potencial hídrico foliar ψ . Cuadro superior (Bar: Barbosa) medio (PN: Puente Nacional) e inferior (Vel: Vélez). De tres materiales de guayaba GV rombos, RB círculos y RR triángulos durante dos días en noviembre línea solida (izquierda) de color negro y junio línea punteada color gris (derecha) (2008-2009).

2.5.3 Respuesta de la fotosíntesis a la radiación (PPFD) en tres genotipos regionales de guayaba

Teniendo en cuenta que en junio se presentó una mayor disminución en la tasa de fotosíntesis que no estuvo relacionada con el potencial hídrico, de acuerdo a los resultados anteriores; se realizó un experimento para determinar la respuesta fotosintética de guayaba, así como un análisis de quenching fotoquímico y no fotoquímico y de fotosíntesis a saturación de luz. Encontramos diferentes patrones de respuesta de las características de la fotosíntesis a la luz por efecto del material genético y la localidad (Figura 2.9).

La respuesta de la fotosíntesis a la luz fue mayor en Barbosa comparado con las otras localidades en los genotipos GV y R. RB no presentó diferencias entre las tres localidades.

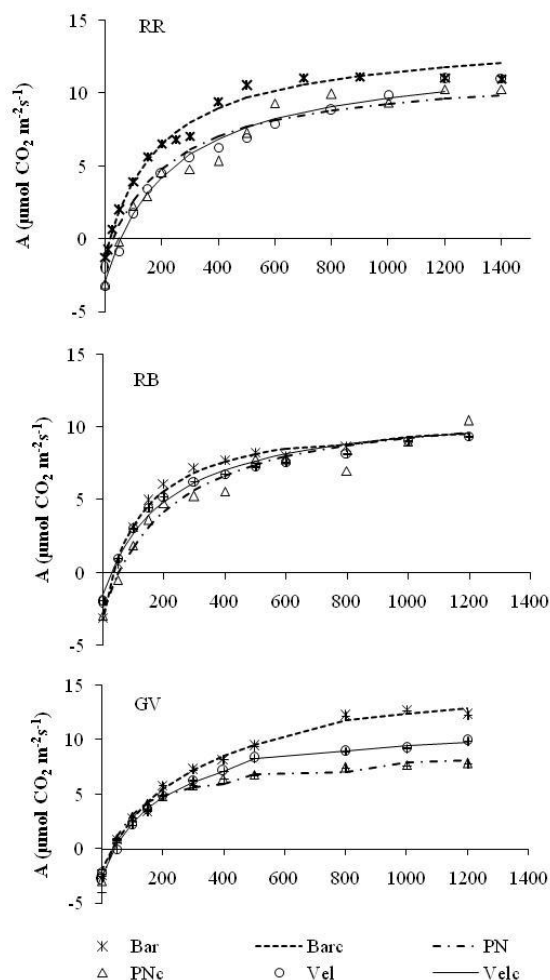


Figura 2.9 Respuesta fotosintética a la luz de RR, RB y GV, en los ambientes Barbosa (Bar), Puente Nacional (PN) y Vélez (Vel). Los puntos corresponden a la media \pm ES de tres mediciones. Las funciones de las curvas son basadas en el modelo Michaelis-Menten.

Los parámetros obtenidos de las curvas de respuesta a la luz en los genotipos de guayaba estuvieron influidos por el ambiente (Tabla 2.3). Una mayor tasa de fotosíntesis máxima (A_{\max}) es decir una mayor capacidad fotosintética, y un punto alto de saturación lumínica se obtuvo en GV de Barbosa y RR en Vel, PN y Bar. Los resultados mostraron que la capacidad fotosintética de GV y RR fue más alta comparada con la de RB (Figura 2.9. Tabla 2.3), aunque el rendimiento cuántico bajo condiciones de luz limitante es mayor en RB de Bar y PN, seguido de RR en las tres localidades. Por otra parte, la tasa de respiración en relación a A_{\max} , varió entre 7,9% a 25,1%; RR en Barbosa mostró la menor tasa de respiración ($1,20 \mu\text{moles/m}^2 \text{ s}^{-1}$) y RB de Bar, la tasa más alta ($3,39 \mu\text{moles/m}^2 \text{ s}^{-1}$). Se presentaron pocas diferencias entre el PSL en los genotipos y localidades (Tabla 2.3), RB de PN presenta el mayor PSL ($960 \mu\text{mol de fotones /m}^2 \text{ s}^{-1}$) y el más bajo valor fue encontrado en RB en Barbosa ($521.67 \mu\text{mol de fotones /m}^2 \text{ s}^{-1}$). El punto de compensación

lumínico (PCL) que depende de A_{\max} y R_d , mostró variaciones entre los materiales y localidades; en el caso de GV de Bar con una mayor A_{\max} , presentó un PCL relativamente alto porque al mismo tiempo mostró una tasa de respiración media. En contraste RR de Bar con alta A_{\max} y baja R_d mostró también un bajo PCL.

Tabla 2.3 Valores estimados de las ecuaciones de regresión para curvas A/PPFD. Los valores muestran las medias obtenidas a partir de tres curvas. Letras iguales no hay diferencias entre medias (test Tukey 0,05), de los materiales de guayaba Regional Roja (RR), Regional Blanca (RB) y Guavatá Victoria (GV). Localidades Bar: Barbosa, PN: Puente Nacional, Vel: Vélez. A_{\max} : fotosíntesis máxima, PSL : Punto de saturación lumínica, PCL : punto de compensación lumínica, ϕ : Eficiencia cuántica aparente, R_D : Respiración oscura.

Material	Localidad	A_{\max}	PSL	PCL	ϕ	R_D
		$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	mol/mol	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
GV	Bar	18.15 a	870.00 ab	29.82 d	0.037 c	2.02 c
	PN	11.66 i	810.00 abc	22.20 g	0.038 c	2.93 g
	Vel	14.30 f	900.00 ab	31.59 c	0.023 de	2.50 d
RB	Bar	14.21 g	521.67 d	24.10 e	0.084 a	3.39 i
	PN	14.79 e	960.00 a	39.84 b	0.044 b	2.90 f
	Vel	13.11 h	900.00 ab	23.02 f	0.020 e	1.51 b
RR	Bar	15.13 d	613.33 cd	14.49 h	0.039 bc	1.20 a
	PN	15.51 c	720.00 bcd	41.03 a	0.037 c	2.80 e
	Vel	17.29 b	900.00 ab	31.53 c	0.027 d	3.09 h

Los parámetros de intercambio de gases en cursos diarios para esta misma época cuando las condiciones de radiación fueron saturantes permitieron determinar el potencial fisiológico de los genotipos de guayaba y su respuesta a los tres ambientes de estudio. Bajo estas condiciones la fotosíntesis a saturación varió entre 6 y 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Es decir que las mediciones presentaron tasas de fotosíntesis a saturación mayores a las estimadas en la curvas de respuesta a luz, posiblemente porque durante la medición de curvas de luz las hojas se estresan. El valor más alto de fotosíntesis fue encontrado en RB de Puente Nacional con variaciones de 9 a 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ al medio día y leve disminución en horas de la tarde (15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); en esta localidad los valores de RR y GV permanecieron relativamente constantes a lo largo del día entre 12 y 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. En la localidad de Vélez la fotosíntesis fue más baja y varió de 6 a 12 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, la variedad con mayor tasa fotosintética a saturación de luz en esta localidad fue RR (Fig, 2.10).

La conductancia estomática muestra una tendencia similar en Barbosa y Vélez para los tres genotipos, durante la mañana gs presenta valores altos, disminuyen fuertemente desde la

media mañana hasta el medio día y se mantienen así en horas de la tarde. Por el contrario g_s es menor en Puente Nacional y en GV y RB se observan leves aperturas estomáticas durante la tarde (Figura 2.10). La tasa de transpiración E , fue menor que en condiciones no saturantes de radiación y siguen una tendencia similar a la conductancia estomática y la fotosíntesis. La temperatura de la hoja se mantuvo entre 27 y 30 grados con valores máximos al medio día en Bar y PN, en cambio en Vélez tiende a disminuir desde las primeras horas de la mañana especialmente en GV y RR (Figura 2.10)

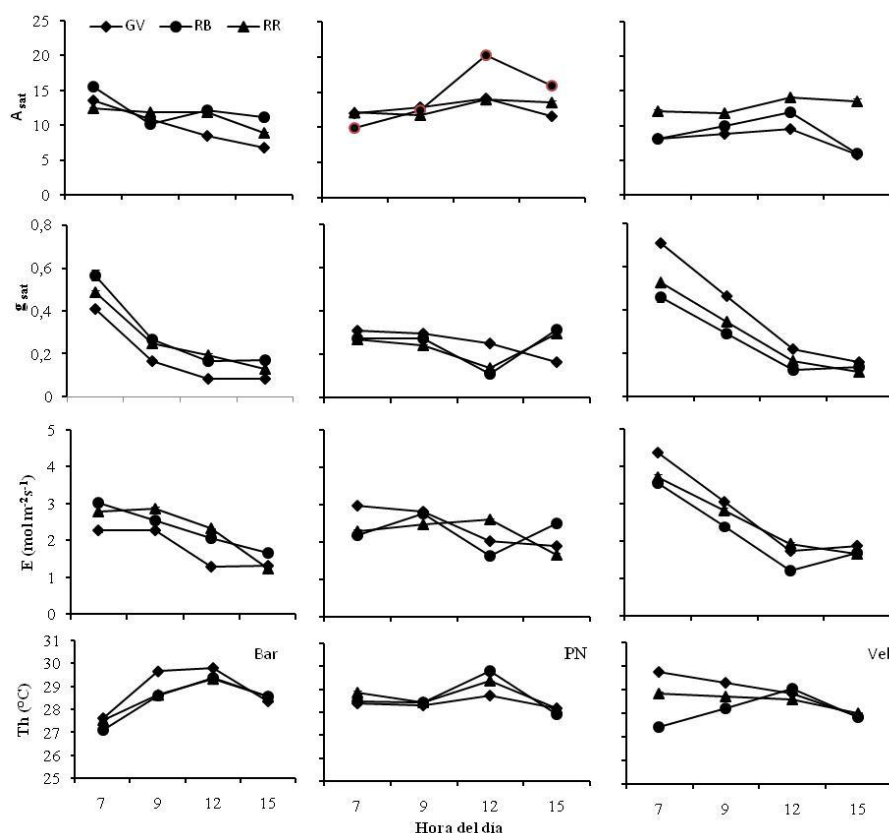


Figura 2.10: Media \pm ES de cambios diurnos de fotosíntesis a saturación (A_{sat}), conductancia estomática (g_s), transpiración (E) y Temperatura de la hoja (T_h). Cuadro izquierdo (Bar) medio (PN) y derecho (Vel). De tres materiales de guayaba GV rombos, RB círculos y RR triángulos durante dos días en noviembre (2009). N=16 hojas

Se encontraron diferencias en el quenching fotoquímico q_p en los genotipos de acuerdo al ambiente, e interacción GxE significativa ($F= 8.11$ gl=2 $P=0.0036$). Los valores de q_p fueron más altos en RR de Vélez y GV de Bar y PN, pero lo opuesto ocurrió en RB de Barbosa (Figura 2.11A). En general, todos los valores de q_p fueron más altos en Puente Nacional y Vélez que en Barbosa. Igualmente la eficiencia cuántica de PSII (ϕ_{PSII}), tuvo un comportamiento similar a q_p (Figura 2.11E).

Una fuerte interacción GxE ($F=13.54$ $gl=4$ $P<0.0001$) fue encontrada en NPQ. En general los valores de NPQ registrados en este estudio estuvieron por debajo de 0,4, el genotipo RB de Bar mostró una mayor disipación de radiación con un valor de NPQ de 0,32. Una menor disipación de calor se encontró en RR de las tres localidades, con valores de 0,067, 0,047 y 0,10 en Bar, PN y Vel respectivamente. El NPQ de GV decreció en un gradiente de Bar a Vel (Figura 2-11B). La ETR mostró diferencias significativas en la interacción GxE ($F=11.84$ $gl=4$ $P<0.000$) y fue más alta en GV de PN y RR de Vel (Figura 2.10C). La fluorescencia basal fue similar en todos los genotipos y localidades; no se presentaron diferencias significativas en la interacción GxE ni en los factores principales (Figura 2.11D). La eficiencia fotoquímica (F_v/F_m) fue mayor en todos los genotipos en Barbosa y en RB de PN, al contrario una fuerte reducción se presentó en Vel en todos los genotipos y en GV de PN (Figura 2.11F).

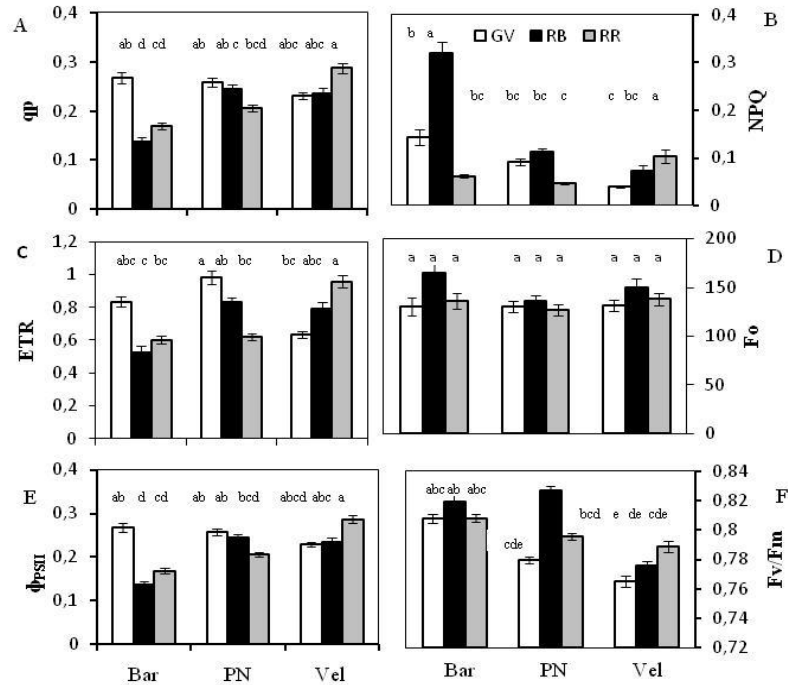


Figura 2-11: Valores medios de decaimiento fotoquímico ($qP(A)$), decaimiento no fotoquímico (NPQ (B)), tasa de transporte de electrones (ETR(C)), fluorescencia basal ($F_o(D)$), eficiencia cuántica del PSII ($\phi_{PSII}(E)$) y eficiencia fotoquímica del PSII (F_v/F_m (F)). Medidas a $8000 \mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en los materiales de guayaba GV (blanco), RB (negro) y RB (gris) en las localidades de Barbosa (Bar), Puente Nacional (PN) y Vélez (Vel). Los valores representan la media de 16 mediciones \pm error estándar. Tomadas en el mes de junio. Medias con la misma letra no son diferentes $P<0.05$, Prueba de Tuckey.

2.5.4 Efectos de la fenología reproductiva en el intercambio de gases a saturación de luz en tres genotipos regionales de guayaba

En varias especies las fases reproductivas como floración y fructificación pueden reducir los niveles de fotosíntesis en hojas adyacentes, por esta razón este componente busca analizar el efecto que tienen tres etapas reproductivas en el intercambio de gases de tres genotipos de guayaba en tres ambientes. Las hojas de ramas reproductivas previamente marcadas en anthesis fueron monitoreadas en este estudio.

Guayaba presentó tasas fotosintéticas diferenciales de acuerdo al estado fenológico (Figura 2.12). En general, promediando localidades, la tasa de fotosíntesis es mayor en hojas que tienen frutos verdes y decae progresivamente en hojas con frutos en madurez fisiológica, hasta alcanzar valores mínimos en hojas con fruto maduro.

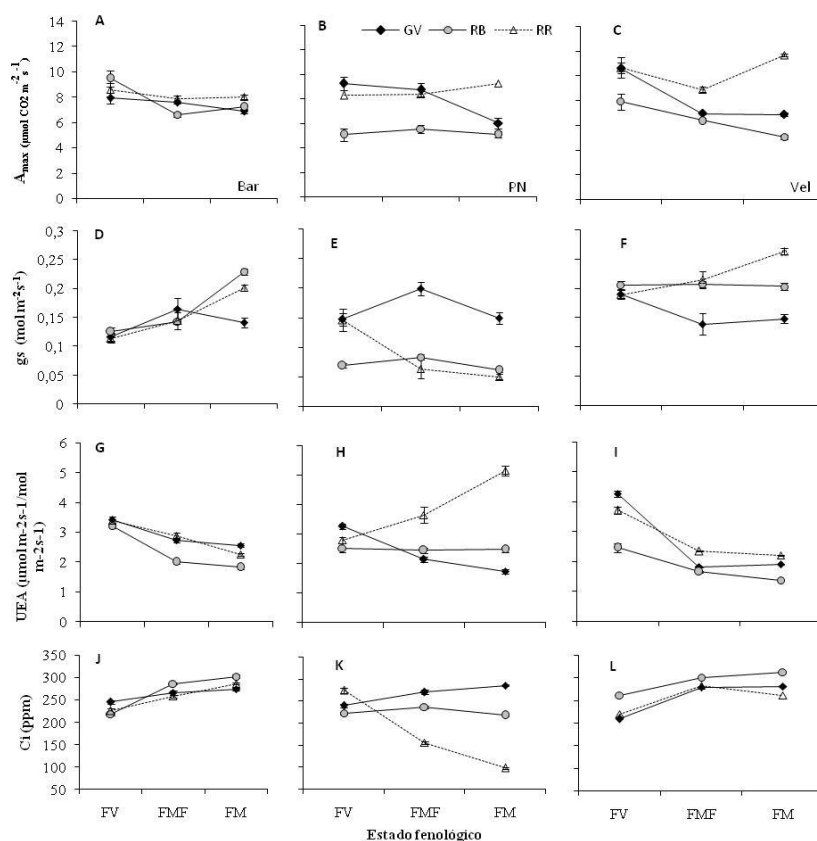


Figura 2-12: Media \pm ES de fotosíntesis a saturación (A_{sat}), conductancia estomática (g_s), uso eficiente del agua (UEA) y Concentración intercelular de CO_2 , en relación al estado fenológico, rama con frutos verdes (FV), frutos en madurez fisiológica (FMF), y frutos maduros (FM). Cuadro izquierdo (Bar) medio (FN) y derecho (Vel). De tres materiales de guayaba GV rombos, RB círculos y RR triángulos durante dos días en noviembre (2009).

Las diferencias en la tasa fotosintética durante diferentes etapas de la fenología reproductiva dependen del ambiente y el genotipo (*interacción genotipo por etapa fenológica* $G \times E$: $F = 6.65$ $gl = 4$ $P < 0.001$; $E \times E$: $F = 4.93$ $gl = 4$ $P < 0.0001$). Se encontraron altas tasas de fotosíntesis en ramas jóvenes, durante el período de fruto verde en todos los genotipos y localidades (promedio $8.82 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), excepto RB en PN que mantuvo tasas de fotosíntesis relativamente bajas ($4.84 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (figura 2.12 A, B, C). En ramas con frutos de mayor edad, la tasa de fotosíntesis de GV disminuyó en todas las localidades, y RB en PN y Vel también presentó la misma tendencia; en esta etapa se iniciaba la mayor demanda de asimilados. Por el contrario A_{sat} permaneció estable o incrementó con el desarrollo y la maduración del fruto en RR (Figura 2.12A, B, C).

Estos resultados estuvieron asociados con la conductancia estomática (Figura 2.12 D, E, F) excepto en algunos casos como en la etapa de fruto verde, donde todos los genotipos en Barbosa tuvieron bajos g_s mientras se presentó alto A_{sat} , indicando un mayor uso eficiente de agua en esta etapa (Figura 2.12 G). De otra parte RR en PN mostró un incremento progresivo de la A_{sat} durante el crecimiento del fruto que estuvo asociado con una disminución de g_s y por lo tanto un mayor UEA (figura 2.12, D a I).

En general durante el desarrollo del fruto, guayaba muestra una disminución en el UEA excepto en RR de PN que incrementó. La concentración subestomática de CO_2 (C_i), tuvo pocos cambios durante los estados fenológicos evaluados en la mayoría de genotipos y ambientes, excepto en RR de PN donde se presentó una fuerte reducción. La concentración intercelular de CO_2 , C_i siguió un curso inverso a A_{sat} .

Se encontraron correlaciones diferenciales entre las variables de intercambio de gases de acuerdo a la fase fenológica; A_{sat}/g_s estuvo más fuertemente correlacionada en la fase de maduración fisiológica del fruto y fruto verde y la fuerza de esta correlación disminuyó durante la fase de fruto maduro (Figura 2.13 A, B, C). g_s/E estuvo fuertemente correlacionada en las tres fases fenológicas (Figura 2.13 A, B, C); por otra parte la temperatura foliar influyó negativamente en la transpiración y en la fotosíntesis pero solo fue significativa en fruto verde (Figura 2.13 D, E, F).

2.6 Discusión

2.6.1 Aspectos del microclima

El comportamiento del microclima depende de las condiciones climáticas generales de la región, de esta manera los años 2007 y 2008 estuvieron atípicamente influidos por el fenómeno “La Niña”.

Este fenómeno se caracteriza por episodios de alta precipitación y condiciones frías en la parte norte de Sur América, que inducen una considerable variación cuando es analizada a escala de región produciendo fluctuaciones estacionales significativas, especialmente se altera la precipitación durante la temporada seca (Pinilla y Pinzon 2012, Montealegre 2007); el año 2009 mostró una tendencia de normalización en las condiciones climáticas en la zona de estudio considerado como año neutro (Pinilla y Pinzon 2012).

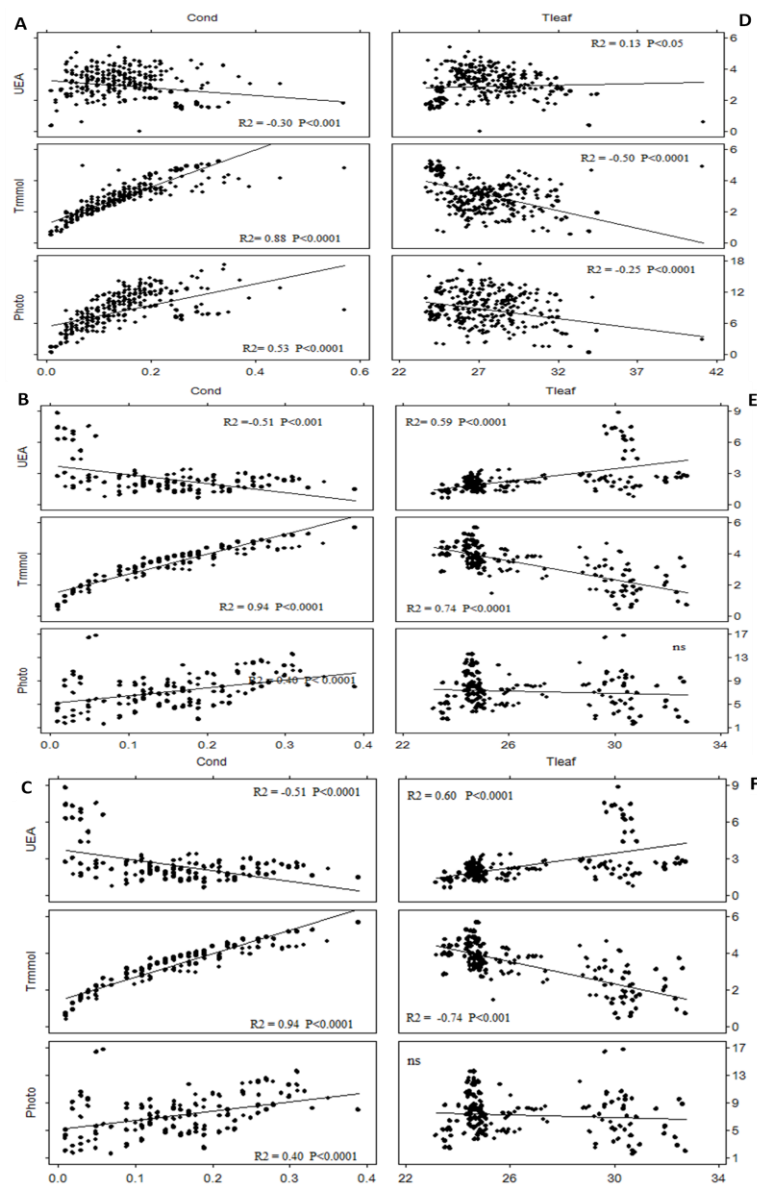


Figura 2.13 Correlación de Pearson comparando variables de intercambio de gases en relación a la etapa fenológica, de los materiales Guavatá Victoria GV, Regional Blanca RB, Regional Roja RR, (n= 12) en Barbosa, Puente Nacional y Vélez. Se presenta el valor de R^2 y la probabilidad $P<0.05$ (*), $P<0.01$ (**), $P<0.001$ (***), las correlaciones que no muestran estos valores no fueron significativas ($P>0.05$).

Las variaciones climáticas locales se vieron reflejadas en el estatus hídrico de guayaba. Durante el año 2008 se presentó una menor tensión hídrica de la planta que en el año 2009; sin embargo, este comportamiento estuvo influido por la localidad, los períodos húmedos y secos y el tipo de material genético (Fig 2.1 A-C) que modulan la intensidad de la respuesta en la variación del estatus hídrico de la planta. La dinámica hídrica de guayaba, basada en el potencial hídrico del medio día, muestra que guayaba puede tolerar fluctuaciones diarias en el potencial hídrico hasta de -1,1 MPa y presenta recuperaciones rápidas en ciclos diurnos.

Durante el año con influencia del efecto del niño (2008) en PN y Vel se presentaron valores de potencial hídrico menos negativos en relación a Bar. En el año 2009 cuando ya no estaba presente el efecto de la niña, se presentaron hacia medio día valores de potencial hídrico menos negativos en Vel y PN, en Junio y Noviembre respectivamente. RB fue una variedad que toleró más bajos potenciales en el ambiente de Bar y en la época de Junio 2009 con mayor tensión hídrica.

2.6.2 Regulación de la fotosíntesis en guayaba: Cambios estacionales y ciclo diurno de fotosíntesis

Los cambios en las condiciones ambientales causaron significativas reducciones de la apertura estomática durante el mes de junio que es un mes tradicionalmente seco, en este período los estomas cierran temprano en la mañana. El decrecimiento de g_s estuvo relacionado con una mayor demanda evaporativa debido a que la humedad relativa decayó considerablemente y el DPV del ambiente incrementó en este mismo período (Fig 2.2; Tabla 2.1), siendo esta una característica común de las plantas para prevenir la excesiva deshidratación del tallo como se ha observado en otras especies frutales como mango (Lu et al., 2012); cítricos (Ribeiro 2009) o la misma guayaba en ausencia de sequía (Nava et al 2009). Guayaba es una especie muy sensible a disminución de la humedad atmosférica aunque las condiciones de humedad del suelo sean altas, posiblemente un fuerte desbalance entre transpiración y absorción de agua induce el cierre estomático.

El mayor DPV encontrado durante el período de junio en las tres localidades (Tabla 2.1), causó una menor disminución del potencial hídrico de la hoja al medio día y el potencial hídrico del prealba, comparado con el período de noviembre. Indicando que las plantas tienen acceso al agua freática durante el período seco de junio, posiblemente porque guayaba presenta varias características radicales como una favorable relación tallo/raíz, un sistema de raíces profundas y eficientes sistemas de extracción y transporte de agua (Aves de Sena et al., 2007). Un mayor desbalance entre transpiración y entrada de agua se encontró en el período de noviembre, que afectaron el estatus hídrico sin limitaciones para la fotosíntesis (Tabla 2.2). El potencial hídrico del prealba antes del amanecer o potencial

de base (ψ_{pa}), ha sido utilizado como una medida sustituta de la disponibilidad de agua en el suelo, basado en la suposición que el potencial pre alba es igual al de la interface suelo-raíz (Schultze, 1996).

La reducción de g_s en el período de junio fue responsable de las bajas tasas de fotosíntesis durante este período, y una correlación significativa entre A_{net}/g_s sugiere que la disminución de la fotosíntesis neta sobre el curso del día es una consecuencia de la limitación estomática en respuesta a cambios del DPV así como también de altas temperaturas foliares (Fig. 2.2). Se ha observado que el efecto de la humedad ambiental sobre la fotosíntesis es con frecuencia un resultado de los efectos del DPV sobre la conductancia estomática (Schultze, 1982). Estas respuestas han sido también encontradas en mango (Lu et al., 2012, Schaffer et al., 2009; Gonzalez y Blaikie 2003). Sin embargo, esta respuesta también promovió un incremento en el UEA, reduciendo el costo de agua por fijación de CO_2 para la fotosíntesis durante esta época.

La disminución de la fotosíntesis durante el período de junio a pesar de que la planta tuvo un mejor estatus hídrico (Fig. 2.1) estuvo correlacionado con la temperatura mínima, el DPV, la precipitación. El modelo de regresión step-wise seleccionó a T_l como el factor que más influye en la fotosíntesis (Fig. 2.3, Tabla 2.2). Eventos de bajas temperaturas nocturnas del aire que ocurrieron en junio de 2008 (Tabla 2.1) pueden afectar la hidratación del tallo y disminuyen la actividad fotosintética (Wang et al 2005, Koscielniak 1993), como también se ha observado en mango por Allen et al., (2000) y en citrus (Ribeiro *et al.*, 2007), como resultado de la limitación estomática de A_n debido a alteraciones de la sensibilidad de las células guarda al CO_2 . En maíz, por ejemplo, esta respuesta estuvo relacionada con incrementos en la resistencia difusiva foliar, causada por un menor contenido de agua en los tejidos en horas de la mañana (Koscielniak 1993). Es posible que la ocurrencia de bajas temperaturas nocturnas, en periodos de época seca no relacionadas con el estatus de agua de la planta, participen en la disminución de la fotosíntesis en guayaba durante este período, esta respuesta es más acentuada si una substancial intensidad de luz sigue a la exposición a bajas temperaturas (Goh et al., 2011) como ocurrió especialmente en Bar y PN (Fig 2.5).

La temperatura foliar fue un factor que se relacionó negativamente con la tasa de fotosíntesis durante el periodo de junio o época seca, esta temperatura fluctuó entre 27 y 30°C, sugiriendo una disminución en la disipación de calor en este periodo. Esta limitante se ha asociado al cierre estomático y disminución de la fotosíntesis producto de una acumulación de energía que no es utilizada en el proceso fotosintético (Aucique et al 2012, Romero et al., 2006). Por otra parte el DPV fue siempre mayor en la época seca y en las localidades de Barbosa y Puente Nacional comparadas con Vélez, y estuvo fuertemente relacionado con las variables g_s , C_i , E y UEA de guayaba. Durante este mismo periodo la fotosíntesis disminuyó comparado con el periodo de noviembre, esto sugiere que el efecto

de la humedad ambiental sobre la fotosíntesis es un resultado del DPV sobre la conductancia.

Los cambios diurnos en A_n y g_s mostraron que durante la mañana en el período de noviembre los estomas están abiertos, y cierran hacia el medio día o en la tarde. En la época de junio a pesar que se encontró una mayor limitación de la fotosíntesis, algunas variedades se destacan por presentar estomas abiertos en las primeras horas como GV en Bar y PN, y GV y RB en Vélez; pero cierran en la media mañana. Flexas y Medrano (2002) han indicado que la conductancia estomática es un buen indicador de la inhibición de procesos fotosintéticos inducidos por sequía, de acuerdo a estos autores valores de $g_s > 0,150 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ generalmente corresponden a plantas sin estrés o sequía leve, mientras que valores de $0,10 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1} > g_s > 0,050 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ son característicos de severa sequía; de acuerdo a esto nuestros resultados revelan que durante noviembre las plantas de guayaba estuvieron entre el límite de estrés leve e inicio de sequía, pero en junio la conductancia estomática a lo largo del día mostró sequía severa. La disminución de la fotosíntesis en guayaba en periodos secos comparados con el periodo húmedo estuvo en función de los factores como DPV de la atmósfera y temperaturas foliares supraóptimas, más que efectos causados por disponibilidad de agua en el suelo, aspecto que es poco referenciado en la literatura, siendo más evidente el efecto de déficit de agua en el suelo (Tezara et al 1999, Lawlor y Cornic 2002).

El patrón de fotosíntesis diaria difiere de acuerdo a la localidad. En Bar y PN en los tres genotipos la tasa fotosintética disminuye continuamente a lo largo del día, esta estrategia permite un metabolismo activo durante las primeras horas de la mañana, donde máximos valores de fotosíntesis se encuentran entre las 7 y las 9 la mañana (de 9,4 en RR de Bar a $13,2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ RB de PN). En la localidad de Vel, un patrón diferente se presenta tanto en época de noviembre como de junio, la fotosíntesis incrementa durante la mañana con un máximo al medio día (entre 8.5 y $10.2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) cuando la intensidad de luz fue de aproximadamente 1.100 y $900 \mu\text{mol foton m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente. Este curso diurno siguió el patrón mencionado por Kozlowski y Pallardi (1997) para árboles tropicales, en donde la A_n es baja temprano en la mañana acoplado a un bajo PFD, incrementa rápido y llega a un máximo alrededor del medio día, después decrece hasta el final de la tarde, tendencia que puede estar relacionada con un alta temperatura foliar, alto DPV y baja humedad atmosférica en horas de la tarde (Schulze, 1982), patrones similares se han observado en otros árboles frutales como nectarines (Osorio et al., 2006). Estos resultados podrían utilizarse como referencia para optimizar la captación de luz y el uso del agua mejorando condiciones de riego y tecnologías de poda en guayaba.

Uno de los factores internos que incide en la limitación fotosintética es la concentración subestomática de CO_2 (C_i), se esperaría que esta fuera más baja cuando g_s es baja si el estoma desempeña un papel importante en la limitación de la fotosíntesis (Farquhar y

Sharkey 1982); debido a que los valores de C_i son estimados, la literatura reporta errores en el cálculo por varios factores, especialmente el cierre estomático heterogéneo o irregular cuando las plantas están sometidas a sequía, que podrían llevar a una sobrestimación (Lawlor y Cornic 2002), o cuando la conductancia del estoma presenta 30 $\text{mmoles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ o menos (Flexas et al 2002). En el presente estudio la mayoría de mediciones estuvieron en el límite o por debajo de este valor, lo cual nos indica tener cuidado con estos resultados.

Los promedios estacionales de C_i fueron altos en junio cuando g_s y A estuvo baja (Figura 2.2), esto puede ocurrir cuando los porcentajes de disminución en A son mayores que en g_s , lo cual podría estar indicando que A es limitado por factores no estomáticos que podrían ser bioquímicos o difusionales del mesófilo (Elfadl y Luukkanen 2006 Vavasseur y Rajhavendra 2005); sin embargo, los porcentajes de disminución de A fueron menores o similares a g_s , corroborando una posible limitación estomática. En noviembre la tendencia fue contraria es decir alto A , alto g_s y menor C_i , este último posiblemente por una mayor tasa de fotosíntesis, porque la C_i está determinada por el CO_2 atmosférico y por la tasa de asimilación del mesófilo (Vavasseur y Rajhavendra 2005).

Analizando el comportamiento diario de las tres variables encontramos que durante la mañana se presenta una reducción de A , g_s y C_i , conforme disminuye la HR e incrementa la temperatura (figuras 2.5; 2.6) mostrando como ya se indicó, una posible limitación estomática (Farquhar y Sharkey 1982). En horas de la tarde donde se observó mayor reducción de A y g_s , pero incrementos de C_i podría indicar que durante este período del día no hay limitación estomática, por lo tanto otros factores como T° , radiación, HR, fotoinhibición o daño bioquímico podrían limitar la fotosíntesis (Elfadl y Luukkanen 2006). La baja A al medio día en Bar y PN especialmente en el mes de junio (Figura 2.6) posiblemente se relacione también con una alta radiación que estuvo entre 1.900 y 2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, en Bar y PN respectivamente, a esa misma hora (Figura 2.5), lo cual pudo afectar el aparato fotosintético, consecuentemente disminuciones en ϕ_{PSII} especialmente en RB y GV al medio día e incrementos en ETR se observaron en este mismo período (Figura 2.7). Altos valores en la tasa de transferencia de electrones ETR indican que la energía de la radiación recibida excede la cantidad que puede ser usada en la fotosíntesis, de tal forma que las plantas han desarrollado un número de estrategias para balancear la captura de energía de los fotones y proteger el aparato fotosintético contra el fotodaño principalmente a través de la depoxidación de xantofilas o disipación no-fotosintéticamente (Larcher, 2003, Demming y Adams et al., 1996), esto lleva a reducir la eficiencia del fotosistema II (Demming y Adams et al., 1996, Morosinoto et al., 2003).

Guayaba mostró unos valores F_v/F_m en el prealba alrededor de 0.8 en las dos épocas lo cual sugiere una especie bien aclimatada. Por otro lado un decrecimiento en F_v/F_m por debajo de 0.82 se observó solo en RB de Vélez indicando una posible foto inhibición la cual ocurre cuando las plantas presentan un cierre parcial del estoma y decrece la A_n bajo

PPFD a saturación, acoplado con un bajo ETR (Figura 2.2). Como F_v/F_m resume el valor temprano en la mañana y final de la tarde posiblemente se puede argumentar una foto inhibición dinámica de protección, en el cual el PSII responde para evitar el daño de la integridad funcional de la maquinaria fotosintética, esto es corroborado porque los valores de ETR se mantuvieron altos durante la mayor parte del día (Figura 2.7).

2.6.3 Diferencias genotípicas de la fotosíntesis

En este estudio el comportamiento fotosintético de guayaba varió con el genotipo, como se observó por los valores de capacidad fotosintética ajustada (A_{max}) para los genotipos GV y RR los cuales fueron 27.8 y 23.8%, respectivamente, más altos que el genotipo RB (Tabla 2.3); tales diferencias dependieron de la localidad o el ambiente, de esta forma GV muestra una mayor A_{max} en Barbosa, pero es muy baja en PN. Por otro lado A_{max} de RR fue mayor en Vel seguida de PN y Bar donde presentó valores relativamente altos y RB con una menor media es relativamente estable entre las tres localidades (Tabla 2.3). Durante ciclos diurnos con luz a saturación RB fue mayor en capacidad fotosintética en PN. Se encontró que las diferencias en la capacidad fotosintética entre los genotipos reflejan la capacidad de adaptación fisiológica a diferentes condiciones del clima como lo determinó Richards et al., (2003) para especies endémicas, de esta forma el perfil fisiológico de estos genotipos podría ser una causa de la adaptación a un ambiente específico. Las diferencias en A_{max} en diferentes cultivares se ha observado en otros árboles frutales como *Olea europea* y mango (Tognetti et al., 2007; Lu et al., 2012) y han sido relevantes para identificar la aptitud de cultivares a ambientes particulares. Los resultados confirman nuestra segunda hipótesis en cuanto a que las respuestas fisiológicas y en especial la respuesta fotosintética permite establecer diferencias en adaptabilidad de los genotipos a zonas específicas. Las implicaciones de estos resultados en términos de selección de especies por sitio específico, de acuerdo al comportamiento de su adaptabilidad en los ambientes evaluados podrían resultar en un mejor rendimiento o calidad de guayaba en la zona.

El análisis de parámetros bioquímicos derivados de las curvas A/C_i , mostraron pocas diferencias estadísticas entre genotipos y localidades. Sin embargo, encontramos que al igual que en A_{max} el genotipo RR en las tres localidades y GV en Bar, también muestran los valores más altos de $V_{c_{max}}$; esto indica que en estos genotipos la actividad de la Rubisco, la eficiencia de la carboxilación y el transporte de electrones no son afectados (Sausen y Gonçalves 2010). Una mayor $V_{c_{max}}$ puede indicar una mayor concentración o actividad de Rubisco (Gonzalez et al 2009). En contraste el genotipo RB que tuvo baja A_{max} especialmente en Bar, mostró también el $V_{c_{max}}$ más bajo registrado, indicando que en este material hay una mayor limitación de la bioquímica de la fotosíntesis, especialmente en la localidad de Barbosa; posiblemente las condiciones de esta localidad no son aptas para el desempeño de este genotipo, estos resultados también fueron apoyados en una baja

eficiencia cuántica del fotosistema II y un alto valor de decaimiento no fotoquímico (Figura 2.10) que muestra también una afectación fotoquímica de la fotosíntesis.

2.6.4 Efectos fenológicos en la fotosíntesis

Las hojas de guayaba de ramas nuevas con frutos en diferente estado de desarrollo se monitorearon en este experimento, se encontró que en las hojas de guayaba cercanas a frutos la fotosíntesis decrece conforme el fruto se desarrolla, las primeras fases del desarrollo del fruto también coinciden con la formación de hojas nuevas como se reporta también para otros frutales (Urban et al., 2004); sin embargo, se encontraron diferencias en los genotipos y el ambiente (localidades). En guayaba la etapa de fruto verde y fruto en madurez fisiológica coincidió con la primera época e inicio de la segunda época lluviosa del año respectivamente, y el período de fruto maduro o cosecha toma meses secos en la cosecha de mitaca y el final del segundo período de lluvias del año para la cosecha principal (Ver capítulo 3); hecho que puede estar traslapando el efecto del desarrollo en la tasa de fotosíntesis, sugiriendo que los efectos de las temporadas de lluvia y sequía están relacionados con los efectos del desarrollo.

Adicionalmente se reflejaron algunas características ya descritas del desempeño fotosintético de las variedades de guayaba en cada uno de los ambientes, una alta A_{\max} de GV en Bar y RR en las tres localidades o bajos A_{\max} de RB y GV en Vel; sin embargo, comportamientos diferentes, en RB en Bar y PN, y de GV en PN pueden estar reflejando un posible efecto del estado fenológico que regula la tasa de fotosíntesis máxima y su respuesta a otras variables del ambiente. Por ejemplo A_{\max} de RB que siempre fue mucho más baja en Barbosa muestra un mayor valor de A_{\max} que los otros genotipos en el estado de fruto verde.

2.7 Conclusiones

Psidium guajava presentó alta sensibilidad estomática en respuesta a incrementos de DPV atmosférico. La sensibilidad fue mayor en la época seca como una estrategia para prevenir excesiva deshidratación, mantener un mejor estatus hídrico y balance de energía y carbono.

La temperatura foliar fue el factor que más influyó en la fotosíntesis de guayaba durante la época húmeda. El DPV y el PPFD fueron determinantes en la época seca.

Una mayor tasa de fotosíntesis se presentó durante el mes de noviembre, comparada con junio, así mismo la fotosíntesis en condiciones naturales y con saturación de luz es mayor en las primeras horas del día.

Mediante la tasa de fotosíntesis neta, la tasa de fotosíntesis máxima, la actividad de la Rubisco y las características fotoquímicas fue posible establecer las variaciones genotípicas de la guayaba en relación con el ambiente. GV presentó un mejor desempeño ecofisiológico en Barbosa, RR en Vélez seguido de Puente Nacional. RB tuvo menor capacidad fotosintética, mayor limitación bioquímica y menor adaptabilidad especialmente en Barbosa.

La tasa fotosintética de guayaba está regulada por la fenología de la planta siendo mayor en la etapa de fruto verde durante los meses de abril mayo, cuando las hojas son más jóvenes. Disminuye en fruto maduro en los meses de septiembre y octubre que coincide con hojas senescentes.

2.8 Referencias

- Allen, D.J., Ratner, K., Giller, Y.E., Gussakovsky, E.E., Shahak, Y., Ort, D.R. 2000. An overnight chill induces a delayed inhibition of photosynthesis at midday in mango (*Mangifera indica* L.). J. Exp. Bot. 51:1893-1902.
- Allen, M.T. and R.W. Pearcy. 2000. Stomatal behaviour and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest. Oecol. 122:470–478.
- Allen, R., Pereira, L., Raes, D., Smith, M. 1998. Crop evapotranspiration: Guidelines for computing crop requirements. FAO Irrigation and Drainage. Paper No. 56. FAO, Rome, Italy.
- Alves de Sena, J.A., Zaidan, H.A., Castro, P.R. 2007. Transpiration and stomatal resistance variations of perennial tropical crops under soil water availability conditions and water deficit. Braz. Arch. Biol. Technol.. 50(2): 225-230.
- Aucique, P. C., Hormaza, M. A. Romero H.M. 2012. Uso de la temperatura foliar como indicador fisiológico temprano de la marchitez letal (ML) en palma de aceite (*Elaeis guineensis*) Jacq. Ceniavances Corporación Centro de investigación en palma de aceite. Cenipalma. No 170 Julio. 1-4.
- Chaves, M. M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. J. Exp. Bot.. 42: 1-16.
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., Pereira, J. S. 2003. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. Funct. Plant Biol. 30: 239–264.
- Cornic, G. 2000. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis. Trends Plant Sci. 5: 187-188.

Cornic, G., Massacci, A. 1996. Leaf photosynthesis under drought stress. In: N.R. Baker (Ed.), *Advances in Photosynthesis: Photosynthesis and the Environment*, Vol. 5. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Dantas, B. F., Santos, M., Ribeiro, L., Trabajano, J., Silva, D. J., Duenhas, L. H., Cohelo, de L. M., Bassoi, L. H. 2007. Metabolic responders of guava trees irrigated with different and K levels in São Francisco Valley. *Rev. Bras. Frutic. Jaboticabal SP.* 29(2): 323-328.

Demmig-Adams, B., Adams, W.W., Grace, S.C. 1997. Physiology of light tolerance in plants. *Hort. Rev.* 18: 215-246.

Ebert, G., Eberle J., Alí-Dinar H., Lüdders P. 2002. Ameliorating effects of $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ on growth mineral uptake and photosynthesis of NaCl-stressed guava seedlings (*Psidium guajava* L.). *Sci Hortic-Amsterdam.* 93:125-135.

Elfadl, M.A., Luukkanen, O. 2006. Field studies on the ecological strategies of *Prosopis juliflora* in a dryland ecosystem. *J. Arid Environ.* 66(1):1-15.

Faria, T., Silvério, D., Breia, E., Cabral, R., Abadia, A., Abadia, J., Pereira, J.S., Chaves, M.M. 1998. Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiol. Plant.* 102: 419-428.

Farquhar, G.D., Sharkey, T.D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:317-345.

Flexas, J., Bota, J., Escalona, J.M., Sampol, B., Medrano, H. 2002. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Funct. Plant. Biol.* 29: 461-471.

Flexas, J., Escalona, J. M., Medrano H. 1998. Down-regulation of photosynthesis by drought under field conditions in grapevine leaves. *Aust. J. Plant. Physiol.* 25: 893-900.

Flexas, J., Medrano, H. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Ann. Bot.* 89: 183-189.

Genty, B., Briantais, J., Baker, N. 1989. The relationships between the quantum yield of photosynthesis electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta* 990: 87-92.

Gifford, R. M., Thorne, J. H., Hitz, W. D., Giaquinta, R. T. 1984. Crop productivity and photoassimilate partitioning. *Science.* 25: 801-807.

- Givinish T.J., Montgomery R.a., Goldstein G. 2004. Adaptive radiation of photosynthetic physiology in the Hawaiian Lobeliads: light regimes, static light responses, and whole plant compensations points. *Am. J. Bot.* 91, 228-246p.
- Goh C.H., Ko S. M., Koh S., Kim Y.J., Bae H J. 2011. Photosynthesis and Environments: Photoinhibition and repair mechanisms in plants. *J. Plant. Biol.* DOI 10.1007/s12374-011-9195-2
- González-Santos, R., Delgado-Alvarado, A., Zavaleta-Mancera, H.A., Herrera-Cabrera, B.E. 2009. La citocinina BAP promueve la acumulación de hexosas e incrementa la actividad de fosfoenolpiruvatocarboxilasa y fosfoenolpiruvatocarboxicinasa durante el retraso de la senescencia foliar de trigo. *Agrociencia* 43(4): 379-391.
- González, A., Blaikie, S.J. 2003. Seasonal variation of carbon assimilation in mango (cv. Kensington Pride): effect of flowering treatments. *Aust. J. Agr. Res.* 54(3) 309 – 321.
- Hao, W., Arora, R., Yadav A.K., Joshee, N. 2009. Freezing Tolerance and Cold Acclimation in Guava (*Psidium guajava* L.). *Hortscience* 44(5):1258–1266.
- Kato, M.C., Hikosaka, K., Hirotsu, N., Makino, A., Hirose, T. 2003. The excess light energy that is neither utilized in photosynthesis nor dissipated by photoprotective mechanisms determines the rate of photoinactivation in photosystem II. *Plant Cell Physiol.* 44:318–325.
- Kościelniak J. 1993. Effect of Low Night Temperatures on Photosynthetic Activity of the Maize Seedlings (*Zea mays* L.). *J. Agronomy & Crop Science* 171, 73-81.
- Kozłowski, T. T., Pallardy, S. G. 1997. *Physiology of woody plants*. San Diego: Academic Press.
- Larcher, W. 1995. *Physiological plant ecology*. Springer-Verlag, Berl New York.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Cuarta Edition. Springer. New York, USA.
- Lawlor, D. W., Cornic, G. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ.* 25: 275-294.
- Long, S. P., Zhu, X. G., Naidu, S. L., Ort, D. R. 2006. Can improvement in photosynthesis increase crop yields?. *Plant Cell Environ.* 29: 315–330.
- Lu P., Chacko E. K., Bithell S. L., Schaper H., Wiebel J., Cole S., Müller W. J. 2012. Photosynthesis and stomatal conductance of five mango cultivars in the seasonally wet-dry tropics of northern Australia. *SCI Horticulture-Amsterdam* 138, 108-119.

- Manica, I., Icuma, I. M., Junkeira, N.T., Salvador, J. O., Moreira, A., Malawolta, E. 2000. Fruticultura tropical 6. Goiava. Portoalegre: cinco continentes. Cap 6. 373p.
- Maxwell, K., Johnson, G. N. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. J. Exp. Bot. 51(345): 659-668.
- Mondragón, J. C., Toriz, A. L. M., Ahumada, M. H. G. 2009. Caracterización de selecciones de guayaba para el Bajío de Guanajuato, México. Agric. Tec. Méx. 33(22):132-145.
- Morosinotto, T., Caffarri, S., Dall'Osto, L., Bassi, R. 2003. Mechanistic aspects of the xanthophyll dynamics in higher plant leaves. Physiol. Plant. 119:347-354.
- Nava, A., Ramírez, I., Peña, C.B., Díaz Villaseñor, G., González V.A. 2009. Características del intercambio de gases en hojas de guayabo (*Psidiumguajava* L.). Rev. Chapingo Ser.Hortic 15(2): 119-126.
- Osório, M.L., Breia, E., Rodrigues, A., Osório, J., Le Roux, X., François, A.D., Ferreira, I., Chaves, M.M. 2006. Limitations to carbon assimilation by mild drought in nectarine trees growing under field conditions. EEB 55: 235-247.
- Perez, G. R. M., Mitchell, S., Vargas, S. R. 2008. *Psidiumguajava*: A review of its traditional uses, phytochemistry and pharmacology. J. Ethnopharmacol. 117: 1-27.
- Richards, A. E. Shapcott, A., Playford, J., Morrison, B., Critchley, C., Schmidt, S. 2003. Physiological profiles of restricted endemic plants and their widespread congeners in the North Queensland wet tropics, Australia. Biol. Conserv. 111: 41-52 p.
- Romero, H., Ayala I, Navia E. 2006. Alteraciones fisiológicas en palmas afectadas por la marchitez letal. CienAvances. 140: 14
- Schaffer, B., Urban L., Lu P., Whiley, a.W., 1 2009. Ecophysiology In: Litz, R.E.(Ed.), The Mango Botany. Production and Uses. 2nd ed. CAB International, pp.170-209.
- Sallunkhe, D. K., Desahi, B. 1984. Guava. Chapter 5. Guava. Postharvest Biotechnology of fruits. Volume II. CRC Press, Inc.
- Sanda, S., Yoshida, K., Masayoshi, K., Kawamura, T., Munekage, Y. N., Akashi, K., Yokota, A. (2011). Responses of the photosynthetic electron transport system to excess light energy caused by water deficit in wild watermelon. Physiol. Plantarum. 142: 247-264.
- Sausen, T.L., Gonçalves, L.M. 2010. Growth and carbon assimilation limitations in *Ricinuscommunis*(Euphorbiaceae) under soil water stress conditions. Acta bot. bras. 24(3): 648-654.

- Schultz, H.R. 1996. Water relations and photosynthetic responses of two grapevine cultivars of different geographical origin during water stress. Proc. Workshop strategies to optimize wine grape quality. Acta Hort. 427: 251-266p.
- Schulze, E.D. Hall A. E- 1982. Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In Lang O.L. Nobel P.S., Osmond C.B. Ziegler H. (eds) Encyclopedia of plant physiology, vol 12B. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 181-230.
- Singh, S.P. 2011. Guava. En: Postharvest Biology & Technology of Tropical and Sub Tropical Fruits Volume 3 (E.M. Yahiaed.). Woodhead Publishing, UK, 213-245.
- Tezara, W., Mitchell, V. J., Driscoll, S. P., Lawlor, D. W. 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. Nature. 401: 914-917.
- Thiagarajan, A., Lada, R., Adams, A. 2012. Ecophysiological characteristics of two carrot (*Daucus carota* L.) cultivars in response to agroecological factors and nitrogen application. Photosynthetica, 50(2): 282-290.
- Tognetti, R., Andria, R.D. Sacchi, R., Lavini, A., Morelli, G., Alvino, A. 2007. Deficit irrigation affects seasonal changes in leaf physiology and oil quality of *Olea europaea* (cultivars Frantoio and Leccino). 150(2): 169-186.
- Urban L. Lu. P., Thibaud R. 2004. Inhibitory effect of flowering and early fruit growth on leaf photosynthesis in mango. Tree Physiol 24, 387-399.
- Vavasseur, A., Raghavendra, A.S. 2005. Guard cell metabolism and CO₂ sensing. New Phytol 165:665-682.
- Walker, R.R., Kriedemann, P. E., Maggs, D.H. 1997. Growth, leaf physiology and fruit development in saltstressed guavas. Aust. J. Agr. Res. 30: 477-488.
- Wang, L.J., Jiang, W.B., Gao, G.L., Han, H.Z., Kuang, Y.L., Liang, S.Q. 2005. Studies on leaf photosynthesis of young pear trees with various cultivars. Acta Hort Sin, 32: 571-577.
- Whyley, A. W. 1993. Environmental effects on phenology and physiology of mango a review. Acta Hort. 341, 168-175.
- Yadava, U. 1996. Exotic Horticultural Plants with Commercial Potential in the United States Market: Introduction to the Workshop. Hortscience, 31(5): 764-765.
- Ribeiro R. V., y Machado E. c., 2007. Some aspects of citrus ecophysiology in subtropical climates: re-visiting photosynthesis under natural conditions Braz. J. Plant Physiol., 19(4):393-411, 2007

Ribeiro, R.V., Machado, E.C., Santos, M.G., Oliveira, R.F. 2009. Photosynthesis and water relations of well-watered orange plants as affected by winter and summer conditions. *Photosynthetica* 47:215-222.

Solarte, M.E., Romero, H.M. Melgarejo, L.M. 2010. Caracterización ecofisiológica de la guayaba de la hoya del Río Suárez. En: Morales, A.L., Melgarejo, L.M. (Editoras). Desarrollo de productos funcionales promisorios a partir de la guayaba (*Psidium guajava* L.) para el fortalecimiento de la cadena productiva. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.

3. Capítulo 3. Fenología reproductiva de guayaba (*Psidium guajava* L.) en Santander, Colombia

Basado en el artículo en revisión “Fenología reproductiva y crecimiento de guayaba (*Psidium guajava* L.). Santander Colombia”. Solarte M. E., Melgarejo L.M., Romero H.M.

3.1 Resumen

Se evaluó la asociación de factores climáticos locales con la fenología reproductiva de *Psidium guajava* L. en tres localidades del departamento de Santander Colombia, entre julio de 2007 a diciembre de 2009 en intervalos mensuales. Se concluyó que la variabilidad climática y especialmente el efecto de la Niña influyen sobre la intensidad de los eventos fenológicos entre diferentes años. La actividad fenológica de guayaba sigue una oscilación anual relacionada con períodos húmedos y secos. En general, la formación de yemas ocurre cuando disminuye la precipitación en cambio la floración se presenta en el primer período lluvioso del año. Guayaba presenta dos cosechas una pequeña en junio y julio época seca y una mayor producción desde septiembre hasta noviembre en el segundo período de lluvias. El patrón fenológico de los tres genotipos estudiados mostró una secuencia similar de fenofases; una mayor actividad del crecimiento reproductivo se presentó entre el veranillo de diciembre a febrero, la primera época de lluvias del año (marzo-mayo) y el segundo período seco (julio- agosto). La producción de yemas, flores y frutos cuajados estuvo correlacionada negativamente con la T° mínima en Barbosa, localidad de baja altitud, a diferencia de Vélez, localidad de mayor altura, donde se encontró una correlación positiva con la temperatura máxima en la fenofase de floración. Un mayor rendimiento se encontró en el genotipo GV de Barbosa, seguido de RR en Puente Nacional.

Palabras clave: *Psidium guajava*, Fenología reproductiva, ambiente, crecimiento

3.2 Introducción

La fenología estudia el tiempo, la duración y la abundancia de eventos cíclicos de la vida de las plantas iniciados e impulsados por factores ambientales (Morissette *et al.*, 2009), y establece el registro cronológico de las diferentes fases de crecimiento y desarrollo de las plantas y su posible correlación con las condiciones ambientales durante un período de tiempo (Fuentes *et al.*, 2001). El ciclo de crecimiento de las plantas depende altamente del genotipo y las condiciones climáticas, como puede ser observado cuando los genotipos idénticos cultivados bajo diferentes condiciones ambientales presentan distintos estados de desarrollo (Salazar *et al.*, 2006), por esta razón es importante conocer el inicio, la duración y la finalización de los eventos del desarrollo de las plantas y su relación con los factores climáticos como una herramienta útil para la aplicación de técnicas de manejo de los cultivos como la poda, la fertilización, la aplicación de biorreguladores o el control de plagas y enfermedades (Salinero *et al.*, 2009).

Además, los patrones fenológicos son un indicador ecológico para valorar las consecuencias de las variaciones climáticas sobre los ecosistemas y los cultivos (Fournier y Di Stefano 2004). La mayor parte del conocimiento de la fenología de las plantas se centran en los cambios en la vegetación natural, y solo unos pocos se han ocupado de las tendencias de la agricultura con variedades hortícolas o frutícolas, pero especialmente de regiones templadas (Chmielwski *et al.*, 2004; Hu *et al.*, 2005; Tao *et al.*, 2006, Estrella *et al.*, 2009; Peltonen-Sainio y Rajala 2007; Sacos y Kurcharik 2011; Ewert 2012). Los cambios en la fenología de los cultivos pueden tener impactos en los flujos de carbono y agua y en los procesos hidrológicos y climáticos regionales, que implican una estrecha relación con la agroclimatología, la productividad y la economía. Como la fenología de plantas cultivadas es relativamente compleja debido a la interacción de factores ambientales y agronómicos (Porter y Decole 1998), los eventos fenológicos no están controlados específicamente por un solo factor ambiental, y aunque para los procesos de floración y fructificación son clave tanto las variaciones estacionales del agua disponible en el suelo (Lemus-Jiménez y Ramírez 2002 Borchert 1983; Reich y Borchert 1982), como la temperatura y la precipitación, todos tienen una estrecha relación con la variación en el tiempo y la intensidad de formación de yemas, floración y fructificación en diferentes tipos de especies y ambientes (Rojas-Sandoval y Melendez-Ackerman 2011).

En varios estudios se ha propuesto el uso de indicadores fenológicos para registrar y evaluar las fases del desarrollo vegetal. Entre los indicadores fenológicos más utilizados en especies de árboles frutales se destacan el tiempo de la floración, el tiempo de la maduración del fruto y el intervalo entre floración y fructificación. Dado que el crecimiento y el desarrollo de las plantas es afectado críticamente por la temperatura, la duración de estos eventos puede variar ampliamente, con un menor tiempo cuando la temperatura es óptima y una mayor duración cuando las condiciones están por debajo de

una temperatura base o por encima del punto de tolerancia de las fenofases (Galindo y Clavijo 2009, Dhief *et al.*, 2009). El modelo de grados día de crecimiento se usa frecuentemente como un índice para estimar la fecha de etapas específicas (Hoyos-García *et al.*, 2012), también es posible utilizar las curvas estacionales de crecimiento y desarrollo de los frutos para representar los cambios producidos por el ambiente (Garrizet *et al.*, 2005); con esta herramienta se obtienen curvas específicas de crecimiento del fruto de un cultivo en condiciones particulares de suelo, clima y de manejo de huertos.

Los estudios de fenología de la guayaba en España muestran que el período vegetativo del árbol inicia en la mitad de la primavera y finaliza en otoño; durante este período la guayaba sufre varios cambios fisiológicos que se manifiestan por señales externas entre los cuales están el crecimiento del tallo, el rompimiento de la dormancia en las yemas, el incremento en el diámetro del tronco, la iniciación floral, el desarrollo y la maduración del fruto (Salazar *et al.*, 2006). Por otra parte, Aguilar *et al.*, (2003) distingue cuatro fases de desarrollo reproductivo en cultivos de guayaba en Michoacán, México, entre los cuales están la formación de yemas florales con brotes de ramas de 5 a 10 cm de longitud, la diferenciación floral, la floración y el crecimiento del fruto, cuya duración disminuye considerablemente a menor altitud como resultado de las diferencias en temperatura.

En Colombia se ha evaluado el comportamiento fenológico de algunas variedades de guayaba, el del clon 0328 y el material *Jaibana* introducido en el Valle y el de la variedad Palmira ICA-1 en el Tolima; en esta última región se encontró un menor número de días a cosecha. Aunque la provincia de Vélez, Santander es uno de los mayores productores de guayaba y donde existen diferentes genotipos cultivados en diferentes altitudes y condiciones microclimáticas, se desconoce el comportamiento fenológico que permita identificar las fases de desarrollo, la duración de cada evento en los diferentes genotipos de guayaba y la localidad de cultivo. Por esta razón el objetivo de este estudio fue determinar la época del año en que se presentan los diferentes eventos reproductivos frente a diferentes ambientes de crecimiento o factores. Las evaluaciones se realizaron en las localidades de Vélez (1800 m), Puente Nacional (1650m) y Barbosa (1550m), del departamento de Santander entre julio de 2007 y agosto de 2009. En las tres localidades se llevó a cabo un seguimiento de la fenología reproductiva de los genotipos de guayaba denominados Regional Roja (RR), Regional Blanca (RB) y Guavatá Victoria (GV).

3.3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.3.1 Seguimiento de fenología

Durante el 2007, 2008 y 2009 se realizaron registros mensuales cuantitativos del número de yemas (Y), flores (F), Frutos cuajados (FC), fruto verde (FV), fruto en madurez fisiológica (FMF) y fruto maduro (FM) en 5 árboles adultos de 3 a 5 m de altura, de cada genotipo y localidad. Se evaluaron entre 4 y 9 ramas por árbol cubriendo el 75% del dosel, para ello se dividió el árbol en cuatro cuadrantes y se escogió de forma visual el número de ramas que cubrieran este porcentaje. Desde julio de 2007 hasta diciembre de 2009 cada mes se determinaron las siguientes variables en cada una de las ramas marcadas: número de yemas (se consideró una yema desde que se hizo visible hasta antes de la apertura floral), flor (flor hasta antes de votar los últimos pétalos), fruto cuajado (cuando fue perceptible la forma redonda del fruto hasta un diámetro aproximado de 8 mm), fruto verde inmaduro (hasta antes de madurez fisiológica), fruto verde en madurez fisiológica (la piel verde oscuro del fruto cambia a verde más claro), fruto pintón (50% verde, 50% amarillo) y fruto maduro (100% amarillo). Todas las variables fueron extrapoladas al árbol completo y las descripciones se ajustaron a la Escala BBCH (Hack et al., 1992 y Salazar et al., 2006).

Simultáneamente al registro fenológico se realizó un registro de variables microclimáticas, Precipitación (P), Temperatura media (T_{med}), temperatura máxima (T_{max}) y Temperatura mínima (T_{min}) desde febrero de 2008 a diciembre de 2009 en Barbosa, mayo de 2008 a diciembre 2009 en Puente Nacional, y Junio de 2008 a diciembre de 2009 en Vélez, con el fin de relacionar estos factores con los eventos fenológicos.

3.3.2 Cálculo de grados día

El cálculo de los grados día acumulado (GDD) se basó en el comportamiento diario de la temperatura y la comparación con las temperaturas umbrales (máxima y mínima) dadas para una determinada fase del desarrollo reproductivo de guayaba. Para el cálculo de GDD se empleó la siguiente fórmula:

$$GDD = \sum \left(\left(\frac{T_{max} + T_{min}}{2} \right) - T_b \right)$$

Donde T_{max} , T_{min} son las temperaturas máximas y mínimas, respectivamente; y T_b es la temperatura base. En este trabajo se utilizó la temperatura base inferior de 8.4°C sugerida por (Ruiz et al., 1992)

3.3.3 Análisis de crecimiento del fruto

De forma aleatoria se seleccionaron 5 árboles de cada genotipo y localidad y se marcaron todas las flores posibles. Se realizaron muestreos quincenales iniciando dos semanas después de la apertura floral. Para establecer las etapas de crecimiento del fruto se colectaron 15 frutos por muestreo, estas unidades colectadas se empacaron en bolsas plásticas y se llevaron rápidamente al laboratorio del CIMPA-Corpoica Santander para determinar el peso fresco, diámetro longitudinal y transversal. Los frutos fueron secados en estufa a 70°C por 48 horas o a peso constante para frutos pintones y maduros.

3.3.4 Rendimiento

A partir del registro de fenología se determinó el número de frutos por árbol, y con los datos de curva de crecimiento se obtuvo el peso promedio del fruto de cada genotipo en cada ambiente. El rendimiento se expresó en número de frutos por árbol (n), peso promedio del fruto (g) y peso de fruto por árbol (kg/árbol)

3.3.5 Análisis estadísticos

El efecto de los factores año, ambiente, genotipo, sobre la intensidad de los eventos fenológicos, el requerimiento térmico y el rendimiento y sus interacciones se determinó usando un modelo de ANOVA factorial de acuerdo a la siguiente ecuación: $Y_{ijk(l)} = \mu + G_i + E_j + A_k + G_i * E_j + G_i * A_k + \varepsilon_{(ijk)l}$, donde $Y_{ijk(l)}$ es la l^{th} réplica ($l = 1, 2, 3, 4$), del i^{th} Genotipo (G_i : RB, GV, o RR), j^{th} ambiente (E : Barbosa, Puente Nacional, o Vélez), k^{th} Año ($A_{\text{Año}_k}$: 2008 y 2009), μ es el efecto de la media; G , E y A , son los efectos estimados, y ε es el error del modelo. La prueba fue realizada usando el software: Statistix version 9.0.

Se realizaron correlaciones de Pearson entre la presencia mensual de yemas florales (Y), flores abiertas (F), frutos cuajados (FC), frutos verdes (FV), frutos en madurez fisiológica (FMF) y frutos maduros (FM) de los tres materiales genéticos de guayaba Guavatá Victoria (GV), Regional Blanca (RB), Regional Roja (RR) y las medias mensuales de los factores climáticos: precipitación (P), temperatura media (Tmed), temperatura máxima (Tmax) y temperatura mínima (Tmin) del mes respectivo y también con las medias de las variables climáticas del mes previo al evento fenológico, usando el programa Statgraphics Centurion

Las características de crecimiento del fruto, peso fresco (Pf), peso seco (Ps), diámetro longitudinal (Dl) y diámetro transversal (Dt) fueron sujetos a un análisis de regresión logística usando la ecuación:

$$Y = a / 1 + \exp(b \cdot ct)$$

Donde:

Y= característica analizada (Pf, Ps, Dl, Dt)

T= tiempo en días después de floración (edad)

a,b,c= son las constantes del modelo

Igualmente se usaron modelos de regresión polinomial con la siguiente ecuación:

$$Y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + \beta_2 x_i^2 + E$$

Donde

Y= característica analizada (Pf, Ps, Dl, Dt)

X= tiempo en días después de floración (edad)

β = Constantes del modelo

Para analizar la información obtenida en la intensidad de las etapas fenológicas y el rendimiento se utilizaron los siguientes métodos estadísticos:

En primer término se planteó el siguiente modelo estadístico el cual involucra los factores etapa fenológica, año, ambiente y genotipo para el análisis de intensidad de la fenología (A) y ambiente y genotipo para rendimiento (B). El modelo es como sigue:

$$A) Y_{ijk} = \mu + EF_i + A_j + G_k + E_l + EF \times G_{ik} + EF \times A_{ij} + G \times E_{kl} + EF \times G \times E_{ikl} + \varepsilon$$

$$B) Y_{ijk} = \mu + G_i + E_j + G \times E_{ij} + \varepsilon$$

Donde:

1. μ = efecto de la media general
2. EF_i = efecto del i-ésimo etapa fenológica
3. A_j = efecto del j-ésimo año
4. G_k = efecto del k-ésimo genotipo
5. E_l = efecto del l-ésimo ambiente
6. $EF \times A_{ij}$ = interacción etapa fenológica año
7. $G \times E_{ij}$ = interacción genotipo ambiente
8. $EF \times G \times E_{ikl}$ = interacción etapa fenológica genotipo ambiente
9. ε = error experimental

3.4 RESULTADOS Y DISCUSION

3.4.1 Fenología según escala BBCH

Los diferentes estados de fenología reproductiva de guayaba de acuerdo a la clave para identificar etapas de crecimiento para mono y dicotiledóneas se presentan en la tabla 3.1 y figura 3.1. La primera fase reproductiva visible corresponde a la formación de yemas florales que inician en ramas nuevas (51), yemas visibles con sépalos cerrados (55), los pétalos de la flor se elongan y los sépalos se abren levemente para hacer visibles a los pétalos (57) hasta que los sépalos están totalmente abiertos para que los pétalos puedan abrir (59). El código 60 y 65 corresponde a la aparición de la primera flor y la floración total cuando al menos el 50% de las flores están abiertas y empiezan a caer los primeros pétalos; posteriormente las flores se decoloran y la mayoría de pétalos colapsan (67).

La fase inicial de formación de frutos o cuajado del fruto cuando este llega a 8mm de diámetro (71), continúa con el crecimiento del fruto hasta que llega al 80% del tamaño final (78), la madurez fisiológica del fruto se hace visible por un leve cambio del color de la piel de verde oscuro a verde claro (81) que continúa con la maduración del fruto primero 50% verde 50% amarillo (88) y finalmente el fruto llega a su volumen final completamente amarillo, con todas sus características organolépticas (aroma y composición) (89) (Figura 3.1).

Tabla 3.1 Descripción de los estados principales y algunos de los estados secundarios (segundo dígito) de la fenología reproductiva de guayaba de acuerdo a los códigos BBCH, escala de 0 a 9

Estadio principal 5: emergencia de la inflorescencia

Floración principal

- 51: aparición de los brotes de la flor: coloración verde claro
- 52: inicio de hinchado de la yema
- 53: alargamiento de la rama floral
- 55: yema totalmente hinchada color verde
- 56: inicia ruptura del cáliz (botón rayado)
- 57: punta de los pétalos empiezan a ser visibles en el botón floral
- 59: pétalos cerrados visibles color blanco, cáliz abierto

Estado principal 6: floración

- 60: inicia apertura de la flor primera flor abierta
- 65: floración total 50% de flores abiertas
- 66: sépalos empiezan a secarse
- 67: sépalos toman un color blanco marrón, estambres color marrón
- 69: la mayoría de sépalos colapsan, todos los pétalos caen

Estado principal 7: Desarrollo del fruto

- 71: ovario en crecimiento 8 mm
- 75: fruto a la mitad del tamaño final
- 78: fruto al 80% del tamaño final

Estado principal 8: madurez del fruto

- 81: el fruto inicia cambio de color verde oscuro a verde luminoso
 - 88: fruto cambia de color verde 50% a amarillo 50%
 - 89: fruto maduro: el fruto ha llegado al volumen final, es completamente amarillo, con presencia de aroma característico del fruto
-

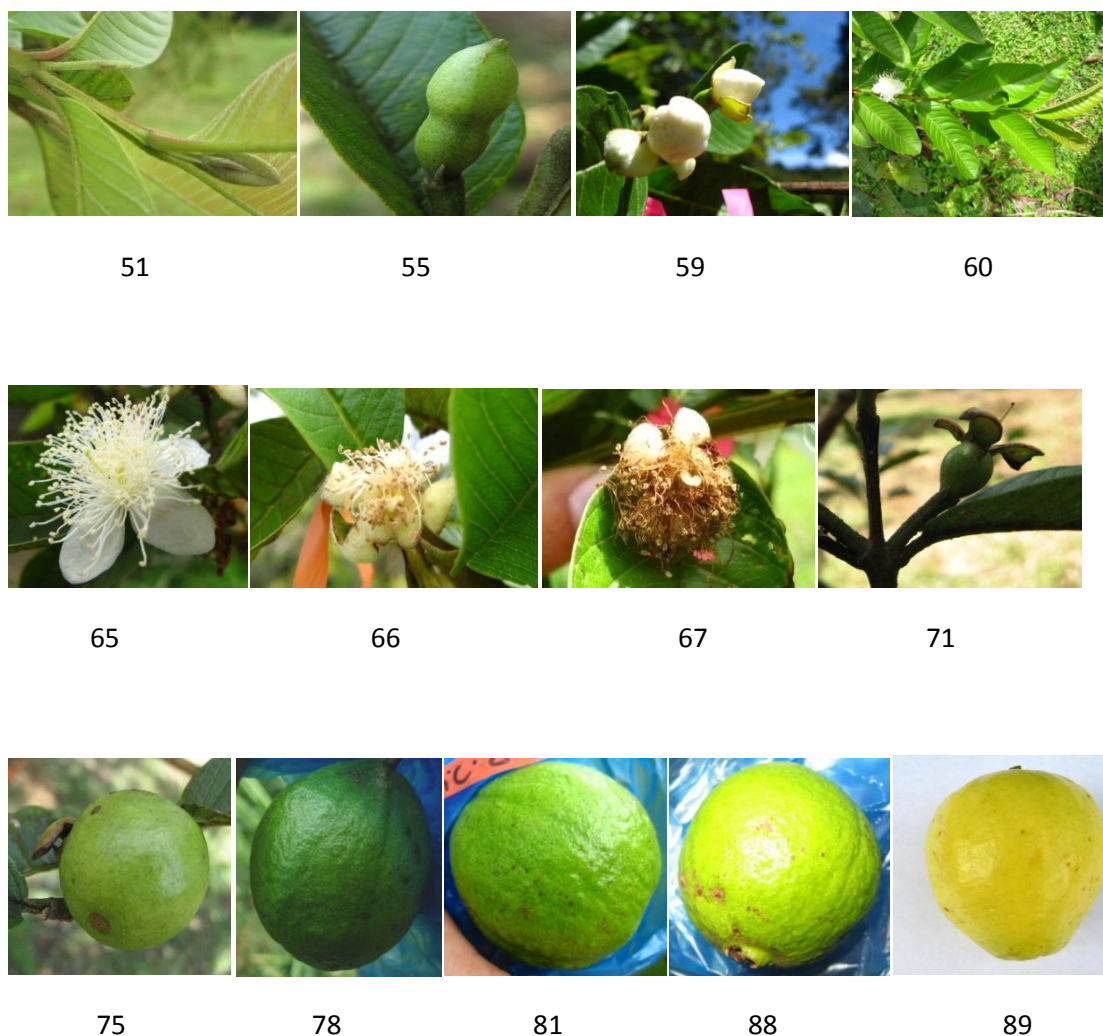


Figura 3.1. Algunos de los estados de crecimiento fenológico reproductivo de ***Psidium guajava*** de la hoya del río Suárez. Escala BBCH.

3.4.2 Comportamiento fenológico de tres genotipos de guayaba

Las figuras 3.2, 3.3, y 3.4 muestran la variación temporal de la actividad reproductiva de tres genotipos de guayaba (GV, RB, RR) en tres localidades (Bar, PN y Vel) al igual que el comportamiento mensual de la precipitación y la temperatura media, máxima y mínima. Los registros fenológicos se iniciaron entre julio y septiembre de 2007 pero lastimosamente los registros climáticos por zona empezaron en el primer semestre de 2008; sin embargo, los resultados del año 2007 se presentan para mostrar la tendencia de producción de yemas que ocurre al final del año 2007.

La intensidad de producción de yemas, floración y fructificación difiere entre años ($gl=2$ $F= 11,62$ $P = 0.000$), entre localidades ($gl = 2$ $F= 3,27$ $P= 0.038$) y entre genotipos ($gl=2$

$F=5.52$ $P=0.004$). La interacción entre etapa fenológica x genotipo y ambiente también fue significativa ($gl=24$ $F=2.26$ $P=0.0005$) mostrando un efecto del ambiente sobre las etapas fenológicas de cada genotipo.

La actividad fenológica de guayaba sigue una oscilación anual relacionada con períodos húmedos y secos. Durante el período seco de diciembre a febrero en los años de estudio, se inició el renuevo de brotes foliares o ramas nuevas que culminan con la formación de yemas reproductivas, es decir que en este período se produce la inducción floral. Como lo ha indicado Borchert (1983) la inducción floral en árboles tropicales parece estar bajo controles endógenos, y afectada por controles ambientales indirectamente a través de su efecto en el desarrollo vegetativo.

Los árboles de guayaba mostraron un pico de producción de yemas florales, y flores en el primer período lluvioso del año entre marzo y mayo de los años 2008 y 2009, el período de floración inició durante la transición de época seca a época de lluvias, pero el pico de floración se presentó durante el primer período de lluvias del año especialmente en los meses más lluviosos del primer semestre; es decir, que el evento de floración tuvo su máxima expresión cuando la planta presentaba un balance positivo de agua, como lo ha indicado Reich y Borchert (1982).

La cosecha se presentó en meses relativamente secos (junio-julio) y septiembre, noviembre o diciembre de acuerdo a la localidad; es decir, en el segundo período húmedo del año. El patrón fenológico de guayaba sigue una estrategia para hacer frente a períodos secos desfavorables para la producción (Dhief et al 2009); en general, en las épocas con balances positivos de agua la plantas presentan fases de crecimiento del fruto y en las épocas secas se ha terminado la cosecha.

Las diferencias entre localidades o ambientes muestran que en la localidad de Puente Nacional las yemas florales aparecen en el mes de marzo, y en Vélez en los meses de marzo a junio, en consecuencia las demás etapas fenológicas también se diferencian en cuanto a distribución temporal. La fructificación fue estacional, el crecimiento de los frutos se da entre los meses de mayo a septiembre incluyendo el período seco de mitad de año y la cosecha de octubre a noviembre en el segundo período de lluvias del año. Las yemas más adelantadas producen una cosecha pequeña en los meses de junio y julio (Figura 3.2, 3.3 y 3.4), la cual es llamada cosecha de mitaca. A partir del período de formación de yemas se presenta un traslape de las fenofases reproductivas de guayaba, encontrándose al tiempo eventos de yemas, flores y frutos cuajados, o posteriormente, flores, frutos cuajados, frutos verdes o estados más avanzados de maduración.

En Puente Nacional la producción de yemas fue diferente entre los años 2008 y 2009 (Figura 3.3). RB y RR presentan un primer pico de yemas en Diciembre de 2008 y GV en enero de 2009, posteriormente se observó otro pico en abril y mayo para RR y RB,

respectivamente. Para RB y RR dos picos de cosecha se observaron en RR y RB para julio y septiembre en 2008 y julio-agosto y octubre- noviembre en 2009.

En Barbosa los eventos fenológicos de GV en los años 2008 y 2009 se presentaron más temprano que en RB y RR (Figura 3.2), este mismo fenómeno se observó también en PN. La producción de yemas de GV, RB y RR en esta localidad tuvo una duración de tres meses, GV inicia en enero y febrero prolongándose hasta marzo, en cambio RR y RB inicia la formación de yemas en marzo con un pico máximo en mayo. El período de floración tuvo una duración de cuatro a cinco meses, GV presentó alta floración de marzo a mayo. Los picos de floración en RB y RR se presentaron en abril y mayo respectivamente; finalizando en julio. El período de fruto cuajado en GV inicia en marzo, con un pico en mayo y termina en junio, en cambio en RB y RR, el pico se presenta un mes después en junio y julio respectivamente, y todo el período termina en agosto. Las fases de fruto verde, fruto en madurez fisiológica y fruto maduro se presentaron desde abril con picos para cada etapa en junio, julio y agosto, respectivamente. Los genotipos RB y RR presentan picos de fruto verde, fruto en madurez fisiológica y fruto maduro en julio, agosto y septiembre, respectivamente (Figura 3.2).

En Vélez el período de formación de yemas se observó durante cinco meses en 2008. Los picos máximos de presencia de yemas se presentaron en abril, mayo y junio para GV, RB y RR, respectivamente, y en marzo y abril en GV, RB y RR en 2009 (Figura 3.4). Los picos de floración se dieron de mayo a agosto en el 2008 y en mayo en el 2009 (Figura 3.4). El fruto cuajado mostró picos en julio- agosto en 2008 y junio-julio 2009. La cosecha se presentó desde septiembre en GV hasta noviembre en RB y diciembre en RR en 2008, y de octubre a noviembre en 2009 (Figura 3.4). En este año se presentó un pequeño pico de cosecha en julio y muy baja producción de frutos maduros en el genotipo GV (Figura 3.4).

En general, en la localidad de Vélez la etapa fenológica de yemas tiene un tiempo mayor de formación, esto hace que se dé una asincronía en la época de cosecha de frutos con relación a las localidades de Barbosa y Puente Nacional. La asincronía observada pudo ser una consecuencia de un mayor tiempo de formación de yemas florales debido a una menor temperatura. Mientras en Barbosa y Puente Nacional esta etapa dura en promedio 3 a 4 meses, en Vélez tiene una duración de 5 meses.

La tendencia general mostró que el año 2009 presentó una reducción del 50% de los eventos yemas, flores y frutos inmaduros con relación al año 2008. Las diferencias en la intensidad de eventos entre los años 2008 y 2009 fue debido posiblemente a la variabilidad climática presentada durante este período. El fenómeno de “La Niña” en el año 2007 se presentó con un incremento de lluvias por encima de los promedios históricos, y en el año 2008 disminuyó el promedio de precipitación pero se observó una alteración en la distribución de lluvias a lo largo del año, con ausencia del período seco de mitad de año. Estas variaciones afectaron la intensidad, la duración y los requerimientos de temperatura.

Los eventos más afectados fueron yemas florales y frutos cuajados e inmaduros de la cosecha principal, que presentaron una alta reducción. Bendix et al., (2006) y Ortiz et al., (2006) encontraron que el grado en que las especies producen flores y frutos es claramente modificado por eventos irregulares como las oscilaciones de baja frecuencia tipo ENSO; sin embargo, pocos reportes se encuentran sobre los efectos del fenómeno de la Niña, por el contrario los efectos del fenómeno del Niño causaron reducciones en los procesos de producción de yemas y flores en especies como *Myrciaria dubia* en Brasil (Maues y Courturier 2002).

Entre los años 2007 y 2008, se observaron porcentajes de aborto de aproximadamente el 50 % después del estado de fruto cuajado (figura 3.2 a 3.4), lo cual indica que la mitad de los frutos no son retenidos en el árbol. Estos resultados son contrastantes con estudios que reportan porcentajes de fijación del fruto de 87 % para árboles sin manejo de poda o fertilización (Nava et al 2003). La baja fijación de frutos también puede deberse a la falta de polinización de las flores, ya que éstas sólo permanecen abiertas un día; aunque se han publicado receptividades del estigma de hasta 48 horas después de la antesis (Nakasone y Paull, 1997). Otra posible causa de aborto de flores y frutos puede resultar de la influencia de factores extrínsecos en las plantas, principalmente las variaciones de parámetros abióticos (Dhief et al 2009) o la actividad de predadores y el ataque de enfermedades, en el caso de guayaba los frutos son atacados por larvas de picudo y pestalotia sp con incidencias del 90 al 93% en época de invierno (Farfan et al., 2006)

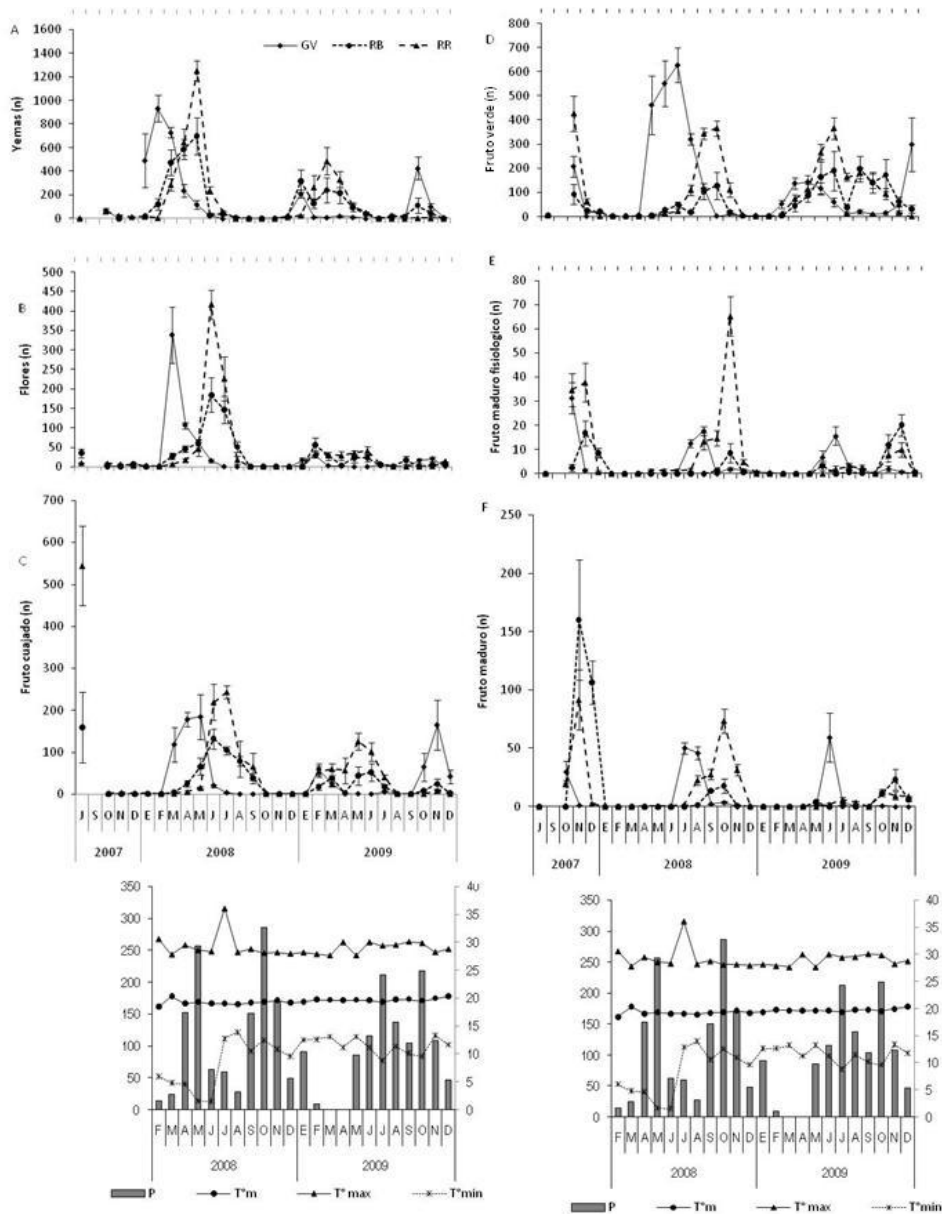


Figura 3.2 Cambios estacionales de eventos reproductivos de plantas de *Psidium guajava* genotipos locales Guavatá Victoria (GV), Regional Blanca (RB) y Regional Roja (RR). Medias \pm ES, en cinco árboles (4-8 ramas por árbol) por genotipo. Localidad Barbosa.

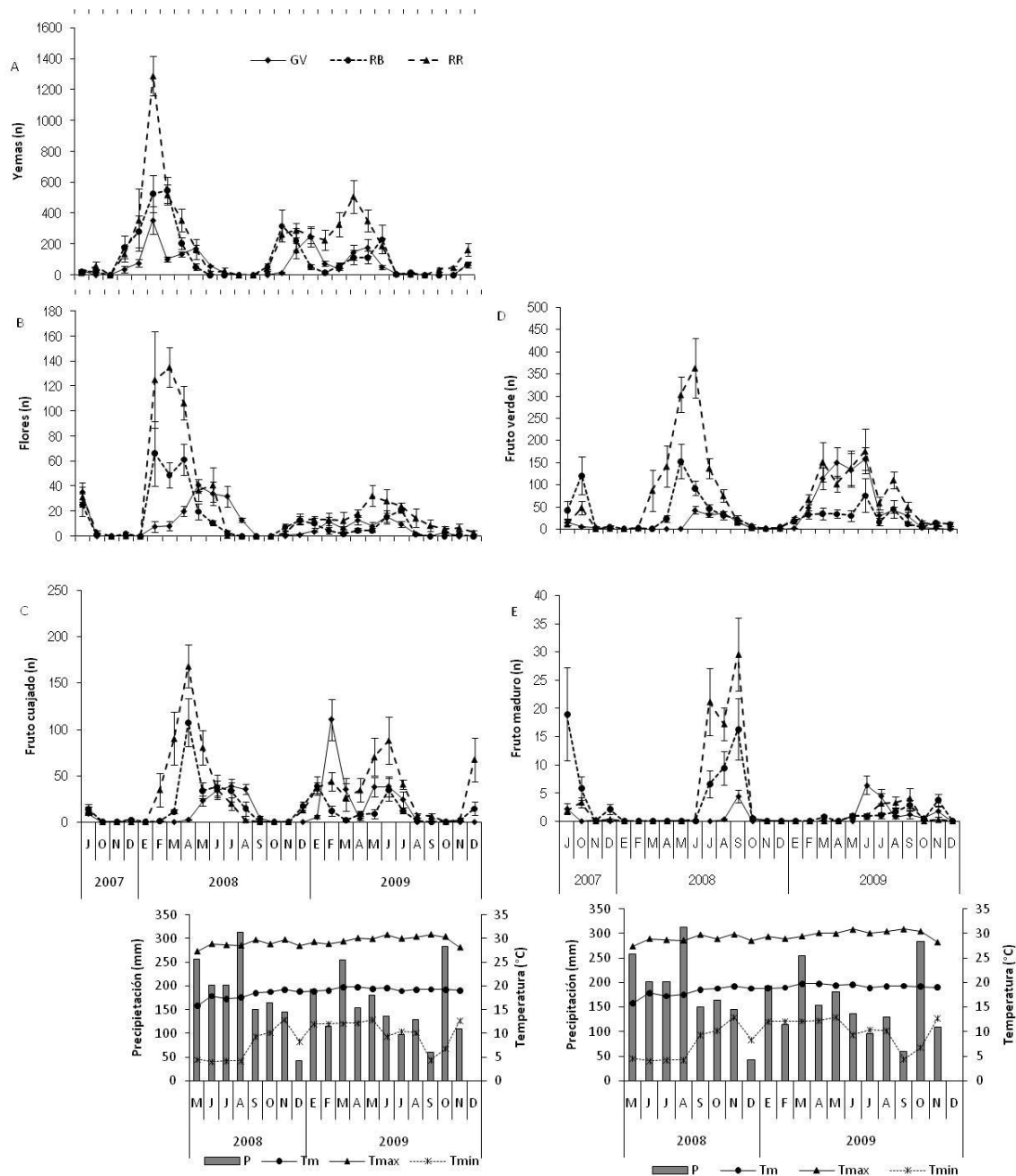


Figura 3.3 Cambios estacionales de eventos reproductivos de plantas de *Psidium guajava* genotipos locales Guavatá Victoria (GV), Regional Blanca (RB) y Regional Roja (RR). Medias \pm ES, en cinco árboles (4-8 ramas por árbol) por genotipo. Localidad Puente Nacional.

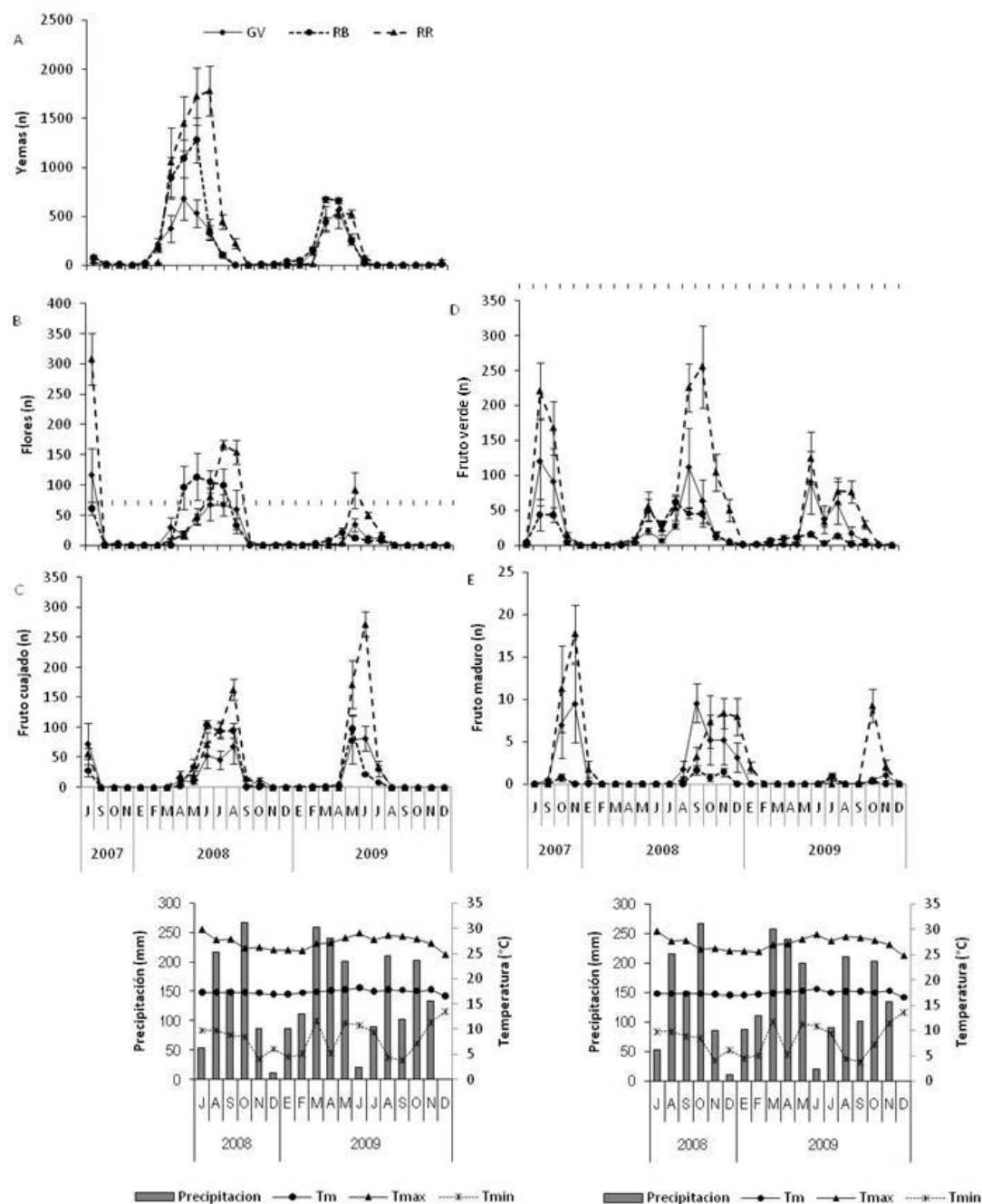


Figura 3.4 Cambios estacionales de eventos reproductivos de plantas de *Psidium guajava* genotipos locales Guavatá Victoria (GV), Regional Blanca (RB) y Regional Roja (RR). Medias \pm ES, en cinco árboles (4-8 ramas por árbol) por genotipo. Localidad Vélez.

3.4.3 Influencia de las variables ambientales en los eventos fenológicos

Grados día:

Los requerimientos de calor como grados (GD) día acumulados desde el inicio hasta el final de cada período fenológico reproductivo, se presentan en la figura 3.5. Se encontraron diferencias significativas en la interacción genotipo ambiente ($F=138.02$ $gl=4$ $P<0.001$), es decir, un efecto de la variación del ambiente en los requerimientos térmicos de las fenofases reproductivas en los genotipos evaluados. Este efecto no tuvo una relación directa con las diferencias en temperatura de cada localidad en función de la altitud. Los genotipos GV y RB de Barbosa (la localidad de menor altitud) y RR de Vel (la localidad de mayor altitud), invirtieron menos grados día para completar la mayoría de eventos fenológicos, comparado con GV de PN (altitud intermedia) y RB en Vel que registraron mayor cantidad de grados día para cumplir los mismo eventos. Estos resultados sugieren que la variación en GD no depende exclusivamente de las diferencias de temperatura por la altitud, sino que es una respuesta específica de cada genotipo (Qadir et al., 2006) y su interacción con el ambiente.

Los eventos de formación de yemas y desarrollo de fruto verde tuvieron mayores requerimientos térmicos debido a que la duración del evento es mayor; en cambio, floración, fruto cuajado y fruto maduro presentan menores requerimientos y un menor tiempo de duración.

En promedio los eventos de fenología reproductiva en guayaba presentaron 1652, 954 y 1211GD para los genotipos GV, RB y RR, respectivamente, los cuales fueron mayores a los presentados en Salazar et al., (2006) en guayaba cultivar *Rubi* de España, y en guayaba Paluma de Brasil (Danta et al., 2007); posiblemente porque se realizaron registros hasta el 50% de cada evento mientras que en el presente estudio se incluyó la duración total del evento. Así mismo, los datos obtenidos fueron similares a los requerimientos de otros frutales como nectarine (Mounzer et al., 2008).

Patrones fenológicos en relación con los factores ambientales:

En Barbosa la formación de yemas de los materiales GV, RB y RR y la floración de GV y RR mostró una correlación negativa con la temperatura mínima del mes respectivo (Figura 3.6), el pico de formación de yemas se presentó cuando la T_{\min} fue cercana a 15°C , pero el pico de floración en estos genotipos coincidió con una temperatura mínima de 5 y 3°C (Figura 3.1); es decir, que las bajas temperaturas afectan el desarrollo de yemas, pero no influyen en la antesis. De igual forma la T_{\min} del mes anterior al evento se correlacionó negativamente con la formación de yemas en GV y RB y flores en RR.

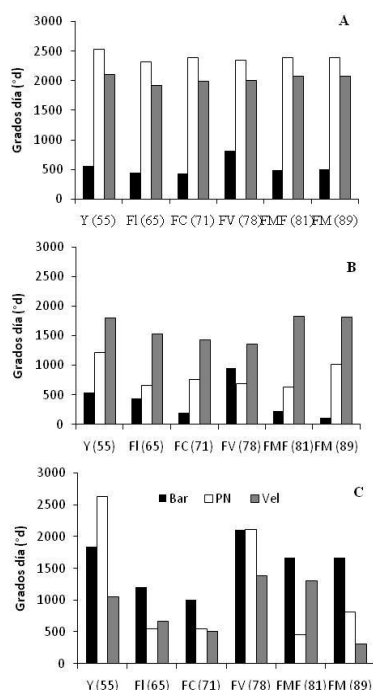


Figura 3.5 Requerimientos de temperatura de diferentes eventos fenológicos de guayaba GV (A), RB (B), y RR (C), letras en el eje de las x indica el nombre del evento (Y: yemas, FI: flor, FC: fruto cuajado, FV: fruto verde, FMF: fruto madurez fisiológica, FM: fruto maduro), los números en paréntesis, corresponden al código BBCH.

El fruto cuajado de RR correlacionó con T_{\max} del mes respectivo (Figura 3.6) y con T_{med} del mes anterior (Figura complementaria 1), durante el pico de fruto cuajado la T_{\max} fue cercana a 30°C y 30 días antes del evento la temperatura media fue de 20°C, mostrando una dependencia de una mayor temperatura en las primeras etapas de división celular durante el cuajado del fruto en este genotipo. La etapa de fruto maduro correlacionó con precipitación en RR en el mismo mes (Figura 3.6) y del mes anterior (Figura complementaria 1) y con T_{\max} en GV. El fruto maduro de RR muestra correlación con la precipitación del mismo mes (Figura 3.6) y una fuerte correlación con la precipitación del mes anterior así como con T_{\max} (Figura complementaria 1). El genotipo RB solo mostró correlaciones con la precipitación y T_{\min} de 30 días anteriores a la presencia del evento (Figura complementaria 1), se observó en esta última tendencia una mayor dependencia de agua en esta etapa que es la culminación del crecimiento y maduración del fruto.

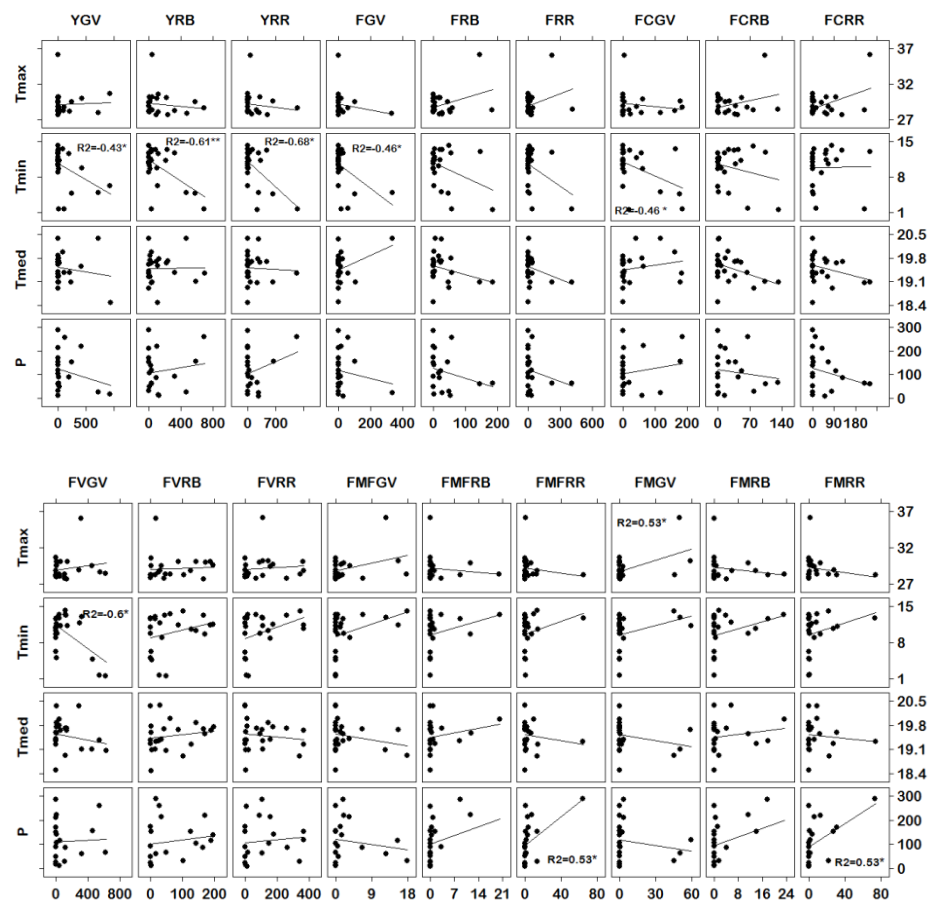


Figura 3.6 Correlaciones de Pearson de los eventos fenológicos, No.de yemas (Y), No. de flores (F), No. de fruto cuajado (FC), No. fruto verde (FV), No. fruto en madurez fisiológica (FMF) y No. fruto maduro con precipitación (P), temperatura media del aire (T_{med}), temperatura máxima (T_{max}) y temperatura mínima (T_{min}), del mes correspondiente al evento fenológico, en los materiales GV, RB, y RR de la localidad de Barbosa (n=21).

En Puente Nacional se encontraron correlaciones significativas en la etapa de yemas con T_{min} en RB y RR del mes correspondiente (Figura 3.7) y con T_{med} y T_{min} 30 días previos al evento (Figura complementaria 2), en RB se encontró una correlación con T_{min} 30 días previos al evento (Figura complementaria 2). En cambio la floración de GV correlacionó con precipitación, T_{med} y T_{min} del mismo mes (Figura 3.7) y T_{med} del mes anterior (Figura complementaria 2). Las etapas de formación de frutos como fruto cuajado, correlacionaron negativamente con T_{med} del mismo mes en RB (Figura 3.7) y con T_{min} del mes anterior en RR (Figura complementaria 2), el fruto verde correlacionó con T_{med} en RB y RR, y en fruto maduro solo se encontraron correlaciones con precipitación y T_{min} en RB y con T_{min} en RR (Figura 3.7).

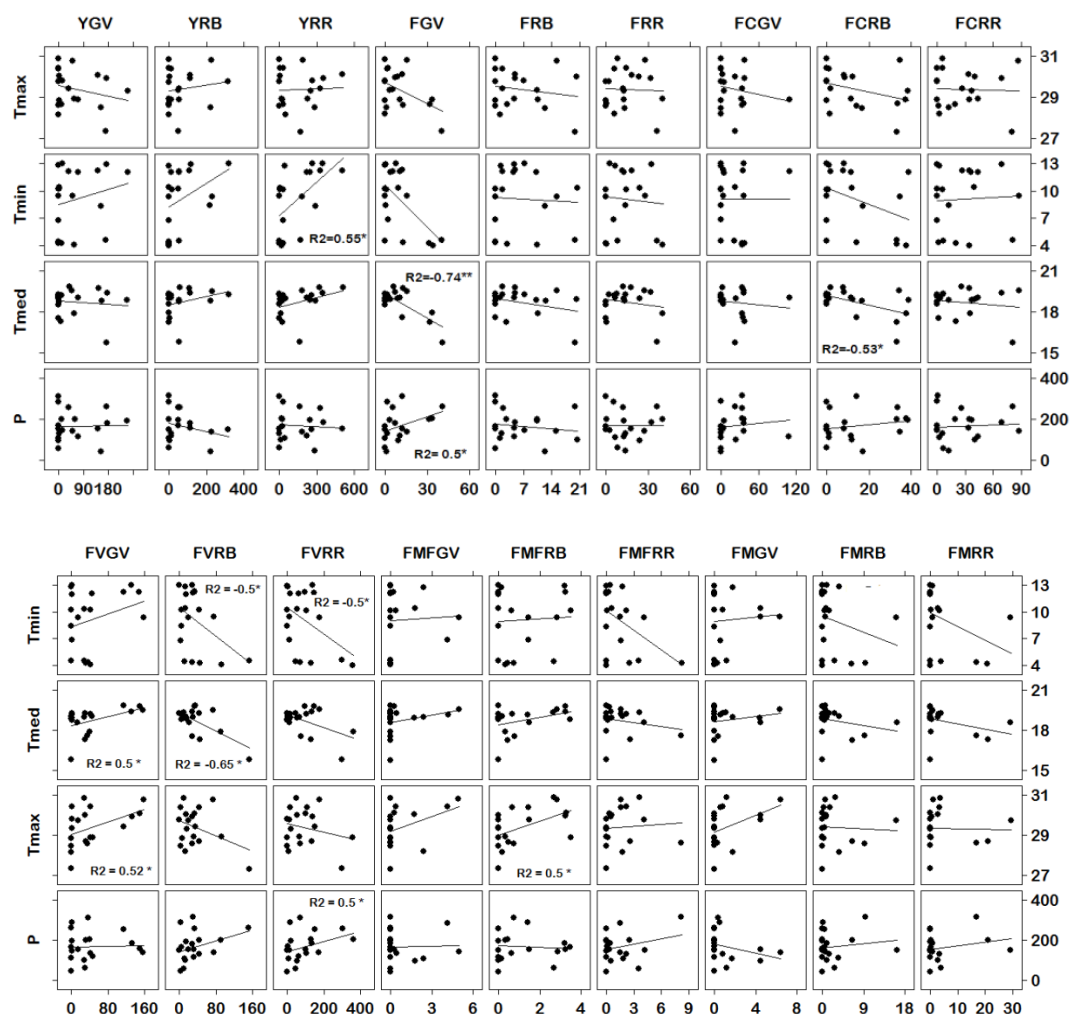


Figura 3.7 Correlaciones de Pearson de los eventos fenológicos, No.de yemas (Y), No. de flores (F), No. de fruto cuajado (FC), No. fruto verde (FV), No. fruto en madurez fisiológica (FMF) y No. fruto maduro con precipitación (P), temperatura media del aire (Tmed), temperatura máxima (Tmax) y temperatura mínima (Tmin), del mes correspondiente al evento fenológico, en los materiales GV, RB, y RR de la localidad de Barbosa (n=21).

Para la localidad de Vélez no se encontraron asociaciones entre la etapa de yemas y los factores ambientales del mismo mes o el mes anterior, la floración estuvo correlacionada con la temperatura máxima en RB y RR del mismo mes (Figura 3.8) y el mes anterior (Figura complementaria 3), en las etapas de fructificación el fruto cuajado se correlacionó con T_{max} y T_{med} en RR y en las etapas finales de desarrollo del fruto no se encontraron correlaciones con el ambiente (Figura 3.8).

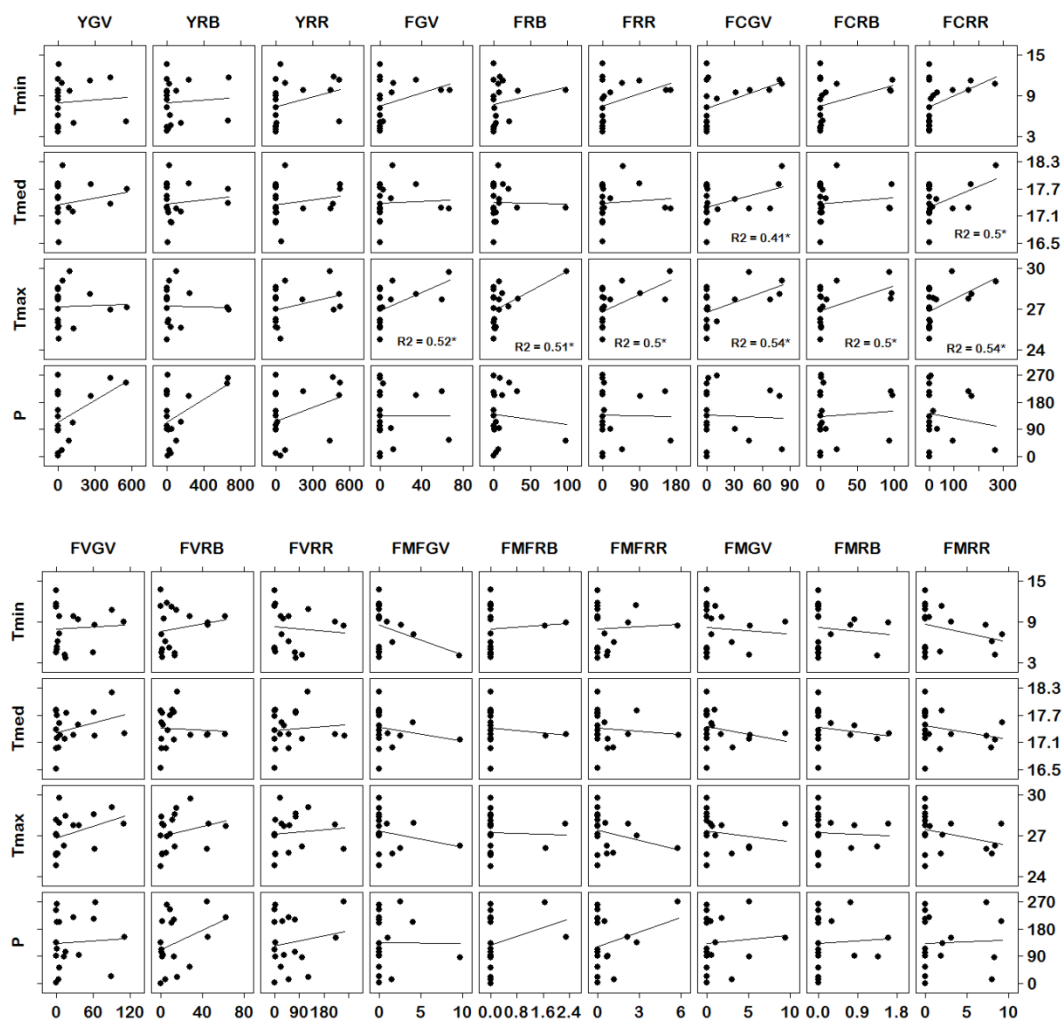


Figura 3.8 Correlaciones de Pearson de los eventos fenológicos, No.de yemas (Y), No. de flores (F), No. de fruto cuajado (FC), No. fruto verde (FV), No. fruto en madurez fisiológica (FMF) y No. fruto maduro con precipitación (P), temperatura media del aire (Tmed), temperatura máxima (Tmax) y temperatura mínima (Tmin), del mes correspondiente al evento fenológico, en los materiales GV, RB, y RR de la localidad de Vélez (n=21).

En conclusión, se puede observar que en las localidades de Bar y PN la T_{\min} ejerce un efecto negativo en la intensidad de los eventos fenológicos especialmente yemas, floración y fruto cuajado; a diferencia de Vélez la localidad con mayor altitud donde se encontraron asociaciones positivas con T_{\max} en floración y en las primeras fases de formación del fruto. De esta manera las bajas temperaturas afectan los procesos de formación de yemas, flores y el inicio del desarrollo de frutos, posiblemente por los efectos fisiológicos sobre el metabolismo. La temperatura puede acelerar o ralentizar procesos vitales por una mayor o menor actividad enzimática, por ejemplo, puede influir en la división y expansión celular y

en la diferenciación y el desarrollo de los diferentes órganos como yemas, flores o frutos (Mutke 2003).

3.4.4 Crecimiento y producción de frutos

El tiempo transcurrido entre la emergencia de las flores y la maduración del fruto fluctuó entre cuatro y seis meses según la localidad y el genotipo. En las localidades de Puente Nacional y Barbosa el crecimiento del fruto a partir de la apertura floral (día cero) fue más corto que en Vélez. Estudios realizados en México informan que el período de diferenciación floral en guayaba Media China es mayor a una mayor altitud y el crecimiento de frutos es más corto en zonas de menor altitud (Aguilar et al., 2003).

El crecimiento del fruto de guayaba de los cuatro genotipos y basados en el peso fresco, diámetro longitudinal (polar) y transversal (ecuatorial) mostró un patrón de crecimiento sigmoideal, en las condiciones de Barbosa, Vélez y Puente Nacional (Figura 3.9 a 3.11), con tres estados característicos, la duración de cada uno varió con el genotipo y con la localidad. En general en el estado I se observa un incremento lento del diámetro y el peso del fruto, esta fase está determinada por procesos de división celular, mediante los que se producen casi todas las células que tendrá el fruto maduro y de diferenciación que definen las partes del fruto (Cañizares et al 2003). A partir de aquí se presenta el estado II, mostrando un crecimiento a mayor velocidad o acumulación rápida de biomasa, especialmente por elongación celular, acumulación de compuestos de almacenamiento como azúcares y ácidos; posteriormente disminuye la pendiente indicando bajo crecimiento y evidenciando el inicio de la maduración de los frutos, durante esta etapa se producen dos procesos oxidativos independientes, la degradación de clorofilas y la síntesis de carotenoides, los cuales son inducidos por la producción de etileno y que finalmente conducen a la maduración organoléptica del fruto (Figuras 3.9 a 3.11) El comportamiento sigmoide simple encontrado concuerda con Rathore 1976, Rodriguez et al 1971, Yusof and Suhaila 1987, pero no se ajusta con lo descrito para guayabas de México (Ramírez et al., 2002; Mercado-Silva et al., 1998), de España (Salazar et al., 2006) y Venezuela (Laguado et al., 1999).

El crecimiento de los materiales en cada localidad fue ajustado a un modelo logístico de tres parámetros (Álvarez, *et al.* 1999; Hernández, *et al.* 2010), (Figuras 3.9 a 3.11; Tabla 3.2), expresado por la siguiente ecuación:

$$Y = \frac{a}{1 + e^{(b-cX)}}, \text{ donde:}$$

Y= Parámetro evaluado (peso fresco, peso seco, diámetro longitudinal y transversal)

e= Número Euler.

a, b, c= Constantes predichas por el modelo.

a = Crecimiento máximo que puede alcanzar el fruto.

b = Está relacionado con el tamaño al inicio de las mediciones, en un tiempo (X_0).

c = Tasa de variación del crecimiento del fruto a lo largo del tiempo.

X = Edad, tiempo post anthesis.

El modelo logístico pudo expresar adecuadamente el crecimiento o desarrollo de guayaba en función del tiempo, se caracterizó por tener forma sigmoidea, un punto de inflexión y dos asíntotas, una superior y otra inferior (Rojas-Lara, *et al.* 2008)(Tabla 3.2).

La primera fase en el comportamiento de estas curvas tuvo incrementos bajos de peso fresco y seco que duró 90 días en Bar y PN y 110 días en Vélez; seguida por una fase lineal hasta los 150, 160, y 170 días en Bar, PN y Vel a partir de los cuales se reduce la tasa de acumulación de materia fresca y seca indicando el proceso de maduración del fruto (Figuras 3.9- 3.11). El máximo crecimiento del fruto se ubicó en el punto de inflexión.

El incremento de peso fresco y seco para los frutos de GV muestra un crecimiento de tipo sigmoide simple en las tres localidades Puente Nacional, Barbosa y Vélez (Figura 3.9). En este material se distinguen la fase I, período caracterizado por un crecimiento lento donde se realiza la división celular, esta fase dura aproximadamente 60 días después de la floración; la fase II de mayor crecimiento que corresponde a elongación celular se observó desde los 60 hasta los 110 días en Puente Nacional y Vélez, y hasta los 90 días en Barbosa. La fase III puede durar hasta 170 días, período en el cual se produce la maduración del fruto. No hubo diferencias entre localidades en relación al tiempo de desarrollo final del fruto, pero si en el tamaño, el peso del fruto de GV fue mayor para la localidad de Barbosa, seguido por Puente Nacional, con pesos entre 100 y 120 g; y con un potencial de tamaño máximo del fruto de 276 g para Barbosa, y de 197,6 g para Puente Nacional; mientras que en Vélez este material no muestra una buena respuesta en tamaño de fruto, con 66,9 g de acuerdo al modelo (Figura 3.9).

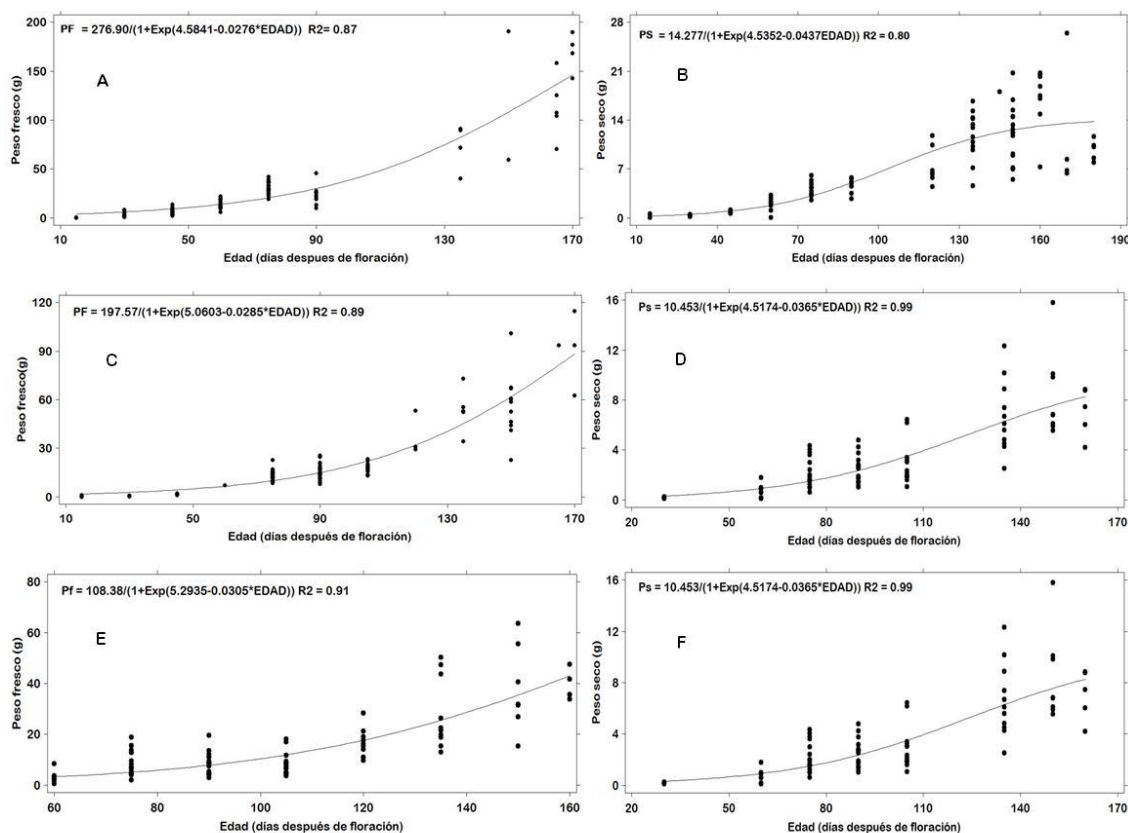


Figura 3.9. Curva de crecimiento ajustada de guayaba, Guavatá Victoria (modelo logístico) para peso fresco y seco en tres localidades Barbosa (A, B) Ponte Nacional (C, D) y Vélez (E, F).

En RB se presentó un comportamiento similar al observado en RR, la respuesta del crecimiento en todas las localidades fue sigmoideal (Figura 3.10). El tamaño máximo del fruto se observó en Ponte Nacional seguido de Barbosa y con un menor tamaño los frutos provenientes de Vélez; sin embargo, entran en la categoría comercial regular (entre 50 y 99 g) para consumo en fresco Pereira et al 2000, por tanto los frutos producidos bajo estas condiciones de manejo del cultivo deben ser utilizados preferiblemente para la industrialización pues no llegan a un peso adecuado para que sean comercialmente aceptados para consumo en fresco o requiere de mejores técnicas de manejo que mejoren este parámetro de calidad. En la curva de crecimiento se define la primera fase que llega a los 75 días, la fase II se presenta entre 75 y 130 días y la última fase hasta el máximo crecimiento que se presenta hasta los 170-180 días después de floración. Contrario a lo ocurrido en RR el ciclo de crecimiento fue más corto en Vélez y tuvo una mayor duración en Barbosa. Un mayor peso potencial para este genotipo se espera en la localidad de Ponte Nacional con 241,23 g comparado con 70,6 y 62,7 g en Barbosa y Vélez, respectivamente.

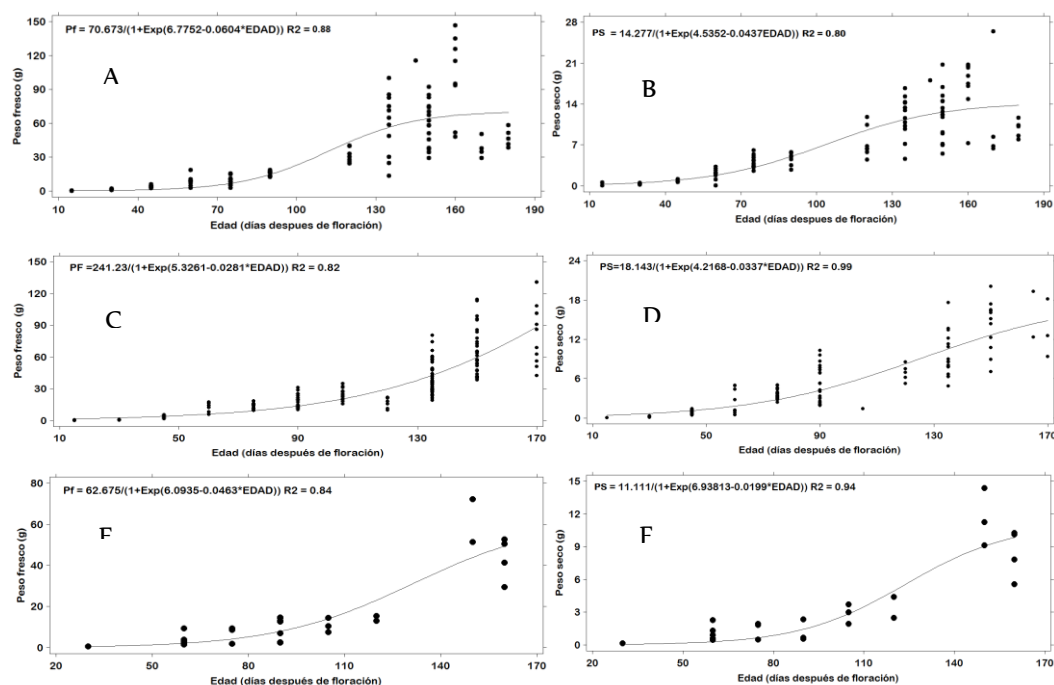


Figura 3.10. Curva de crecimiento ajustada de Regional Blanca (modelo logístico) para peso fresco y seco en tres localidades Barbosa (A, B) Puente Nacional (C, D) y Vélez (E, F).

En el modelo el parámetro a expresa el peso fresco o seco máximo, encontrándose que RR llegaría a un peso fresco máximo de 89,3; 106,5 y 130 g en Bar, PN y Vél respectivamente, así mismo la acumulación de masa seca tendría un potencial máximo de acumulación de 13,7; 12,4 y 20g para Bar, PN y Vél, respectivamente (Figura 3.11).

Fue en la fase III donde se definieron las diferencias en el tamaño del fruto entre los genotipos (Figuras 3.9 a 3.11). El tamaño del fruto es importante si se busca producir guayaba para consumo en fresco. Las variedades de guayaba roja son muy apetecidas para la industria y el consumo en fresco; sin embargo, el peso es un criterio de clasificación comercial. De acuerdo a la clasificación de Brasil, un fruto es considerado excelente cuando posee un peso superior a 200 g, bueno entre 100 y 199 g; regular entre 50 y 99 g, y mala debajo de 50 g (Pereira et al 2000).

Los frutos de RR en todas las localidades presentaron pesos catalogados como regular. Un bajo peso final de fruto puede tener varias causas entre ellas un bajo aporte de asimilados de la planta hacia el fruto, por competencia entre los frutos o por la incapacidad del fruto para acumular los carbohidratos, este último aspecto es de importancia cuando el número de frutos es muy elevado como en el caso de guayaba en la zona de Santander. Por otra parte, el tamaño final del fruto puede estar determinado por la capacidad del dosel para suministrar carbohidratos, por intercepción de luz, asimilación de CO_2 y la carga de frutos

(Rodríguez 2009), que se puede mejorar con prácticas agronómicas como poda y aclareo. Otros aspectos que tienen que ver con el tamaño del fruto son las condiciones de cultivo y aspectos ambientales como la disponibilidad de agua y nutrientes para la planta.

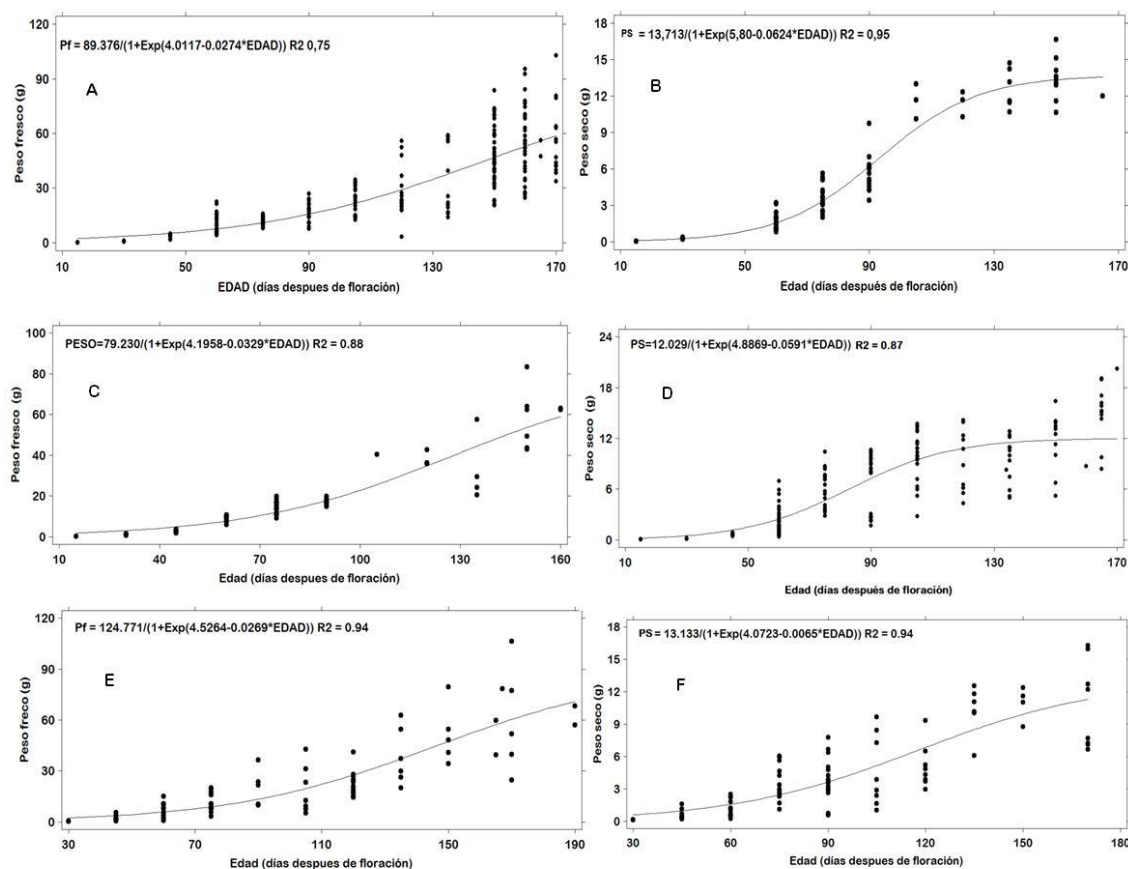


Figura 3.11. Curva de crecimiento ajustada de Regional Roja (modelo logístico) para peso fresco y seco en tres localidades Barbosa (A, B) Puente Nacional (C, D) y Vélez (E, F).

La duración del crecimiento de guayabas en Santander es menor que la reportada para las condiciones de Calvillo México que tiene una duración de 250 días después de brotación (Padilla et al., 2003); y es similar al tiempo de desarrollo encontrado por Laguado et al. (2002), ésta característica es de gran importancia para la planificación de cultivos en el futuro. Un menor ciclo en el crecimiento implica disminución de costos en manejo y aprovechamiento de tecnologías para producción de guayaba en la zona.

3.4.5 Producción de guayaba en la zona de estudio

Se encontró una gran variabilidad en el rendimiento de guayaba entre genotipos y dentro de los genotipos de acuerdo al ambiente ($gl= 4$ $F= 6,42$ $P= 0.0001$). En términos generales el genotipo con mayor producción promedio en las tres localidades y dos años de estudio fue Guavatá Victoria con 75,8 Kg/árbol, seguida de Regional Roja con 53 Kg/árbol, y la más baja producción se encontró en Regional Blanca con 25 Kg/árbol (Figura 3.12). En un trabajo de diversidad fenotípica y genética de *Psidium guajava* en México, se encontraron rendimientos que fluctuaron entre 36,2 y 53,2 Kg/árbol y de 50 y 73 kg/árbol en diferentes accesiones (Hernandez et al., 2003, Padilla et al., 2003). A excepción de GV en Barbosa los rendimientos obtenidos en este estudio fueron bajos de acuerdo a los registros históricos de la zona y de otras zonas del país (Lozano et al., 2002) y no se acercan a una producción a nivel comercial debido a que en su mayoría los rendimientos están por debajo de 150 kilos por planta (Lozano et al 2002).

Un mayor rendimiento se presentó en GV en la localidad de Barbosa, seguida de RR en la localidad de Puente Nacional. El genotipo RB tuvo un mejor rendimiento en la localidad de Barbosa. En Vélez el rendimiento de los tres genotipos fue bajo (Figura 3.12).

El componente número de frutos también varió entre genotipos ($gl= 2$ $F= 3.98$ $P=0.02$) y ambientes ($gl= 2$ $F= 10.83$ $P= 0.000$), pero la interacción genotipo ambiente no fue significativa ($gl= 4$ $F= 1.30$ $P=0.2$), el número de frutos por árbol en este estudio estuvo entre 66 y 2104 frutos por árbol, en México se reportó una variación de 636 a 1123 fruto por árbol (Hernández et al., 2003). Ocampo y Carrillo (2011) observaron 369 y 555 frutos por árbol en la introducción Jaibana y el clon 0328 respectivamente en la Región del Tolima en Colombia. El peso de fruto fue relativamente más estable entre genotipos, a excepción de GV que se destacó en este componente (figura 3.12) y cuyo peso de guayaba fluctuó entre 27 y 144 g, comparado con guayabas mexicanas que variaron entre 51 y 56 g (Hernández et al., 2003) o con la introducción Jaibana y el clon 0328 que presentaron 158 y 116,4 g respectivamente.

Tabla 3.2. Parámetros de los modelos que mejor estiman el crecimiento del fruto de guayaba, con el peso fresco, peso seco, diámetro longitudinal y diámetro transversal como variables de respuesta, en los genotipos Regional Roja (RR), Regional Blanca (RB) y Guavatá Victoria (GV) de tres localidades de la provincia de Vélez. R^2 : Coeficiente de determinación; significancia $P < 0.001$; CME: cuadrado medio del error.

Variable dependiente	Material	Localidad	modelo	R^2	significancia	CME
Peso fresco	RR	Bar	$Pf=89.376/(1+e^{4.0117-0.0274*edad})$	1,00	*	1,089
Peso seco	RR	Bar	$Ps=13.713/(1+e^{5.80-0.0624*edad})$	0,95	*	15,057
Diámetro long	RR	Bar	$DI=46.279/(1+e^{1.7794-0.0304*edad})$	0,7	*	69,509
Diámetro trans	RR	Bar	$Dt=44.528/(1+e^{1.9072-0.0293*edad})$	0,92	*	30,758
Peso fresco	RB	Bar	$Pf=76.673/(1+e^{6.7752-0.0604*edad})$	0,88	*	401,91
Peso seco	RB	Bar	$Ps=14.277/(1+e^{4.5352-0.0437*edad})$	0,80	*	20,66
Diámetro long	RB	Bar	$DI=50.365/(1+e^{1.8215-0.0301*edad})$	1,00	*	53,372
Diámetro trans	RB	Bar	$Dt=51.655/(1+e^{2.2610-0.0309*edad})$	1,00	*	24,155
Peso fresco	GV	Bar	$Pf=146.61/(1+e^{5.1501-0.0396*edad})$	0,92	*	186,38
Peso seco	GV	Bar	$Ps=24.955/(1+e^{3.6897-0.0307*edad})$	0,84	*	9,3146
Diámetro long	GV	Bar	$DI=66.747/(1+e^{2.1294-0.0354*edad})$	0,98	*	30,44
Diámetro trans	GV	Bar	$Dt=64.499/(1+e^{2.3196-0.0330*edad})$	0,98	*	9,3146
Peso fresco	RR	PN	$Pf=152.12/(1+e^{4.6828-0.0291*edad})$	0,96	*	56,674
Peso seco	RR	PN	$Ps=12.367/(1+e^{4.7345-0.0563*edad})$	0,99	*	8,5812
Diámetro long	RR	PN	$DI=57.959/(1+e^{1.8412-0.0246*edad})$	0,96	*	31,719
Diámetro trans	RR	PN	$Dt=57.743/(1+e^{2.0211-0.0238*edad})$	0,97	*	28,07
Peso fresco	RB	PN	$Pf=241.23/(1+e^{4.3261-0.0281*edad})$	0,82	*	140,39
Peso seco	RB	PN	$Ps=18.143/(1+e^{4.2168-0.0337*edad})$	1	*	3,3382
Diámetro long	RB	PN	$DI=58.760/(1+e^{1.9438-0.0241*edad})$	0,92	*	26,94
Diámetro trans	RB	PN	$Dt=56.795/(1+e^{2.1126-0.0235*edad})$	0,96	*	26,22
Peso fresco	GV	PN	$Pf=197.57/(1+e^{5.0603-0.0285*edad})$	0,89	*	55,43
Peso seco	GV	PN	$Ps=16.044/(1+e^{4.8836-0.0082*edad})$	0,86	*	13,151
Diámetro long	GV	PN	$DI=49.005/(1+e^{2.1218-0.0333*edad})$	0,92	*	17,23
Diámetro trans	GV	PN	$Dt=47.608/(1+e^{2.376-0.0325*edad})$	0,93	*	13,847
Peso fresco	RR	Vel	$Pf=124.91/(1+e^{4.63016-0.0408*edad})$	1	*	617,799
Peso seco	RR	Vel	$Ps=13.133/(1+e^{4.0723-0.0065*edad})$	0,94	*	4,786
Diámetro long	RR	Vel	$DI=78.711/(1+e^{1.7843-0.0148*edad})$	0,97	*	87,22
Diámetro trans	RR	Vel	$Dt=71.490/(1+e^{1.9661-0.0143*edad})$	0,86	*	37,92
Peso fresco	RB	Vel	$Pf=62.675/(1+e^{6.0935-0.0463*edad})$	0,84	*	64,79
Peso seco	RB	Vel	$Ps=11.111/(1+e^{6.9813-0.0199*edad})$	0,94	*	3,4765
Diámetro long	RB	Vel			ns	
Diámetro trans	RB	Vel			ns	
Peso fresco	GV	Vel	$Pf=108.38/(1+e^{5.2935-0.0305*edad})$	0,9	*	59,83
Peso seco	GV	Vel	$Ps=10.453/(1+e^{4.5174-0.0365*edad})$	1	*	3,1
Diámetro long	GV	Vel			ns	
Diámetro trans	GV	Vel			ns	

Aunque no se encontraron diferencias significativas entre años en cuanto a rendimiento, la tendencia mostró que en el año 2008 GV en Barbosa tuvo un alto número de frutos pero de menor peso, en cambio en el 2009 esta relación se invirtió, posiblemente el incremento de lluvias favoreció el número de frutos pero disminuye su peso, por el contrario una disminución de lluvias como la del 2009, baja considerablemente el número de frutos e incrementa su peso individual en este genotipo. El comportamiento de aumento del número de frutos en años más lluviosos como el 2008 fue también observado en RR en PN y en todos los genotipos de Vélez, pero el comportamiento del peso del fruto no siguió la misma tendencia (Figura 3.12).

Se observó en general una asociación entre el rendimiento y el peso promedio ($r^2 = 0.72^{**}$) y entre el número de frutos y el rendimiento ($r^2 = 0.88^{***}$) (Figura 3.13). El material GV que presentó el mayor rendimiento mostró también un mayor número de frutos y mayor peso de fruto especialmente en Barbosa. La situación de los demás genotipos puede ser mejorada tendiente al incremento de número de frutos por árbol y el peso promedio por árbol. Se requieren estudios sobre el efecto de raleo y técnicas de poda para una mayor eficacia en la distribución de fotoasimilados hacia el fruto que mejoren los componentes del rendimiento en guayaba (Pereira et al., 2000; Padilla et al., 2003).

En general, el bajo rendimiento obtenido en los materiales evaluados puede ser debido a condiciones climáticas, como en el caso de Vélez, en donde los altos valores de humedad relativa propician la aparición de enfermedades y plagas que afectan directamente el rendimiento del cultivo; mientras que en la localidad de Barbosa, los valores de humedad relativa y precipitaciones son menores lo que a su vez permite un aumento en la producción y una disminución en la incidencia de plagas y enfermedades. En el caso de Puente Nacional las condiciones climáticas y la falta de manejo del cultivo también afectan la producción. Frente a este panorama es necesario implementar huertos tecnificados con materiales aptos para cada región y cultivados bajo las condiciones de manejo ampliamente estudiadas y aplicadas en otras regiones para este cultivo.

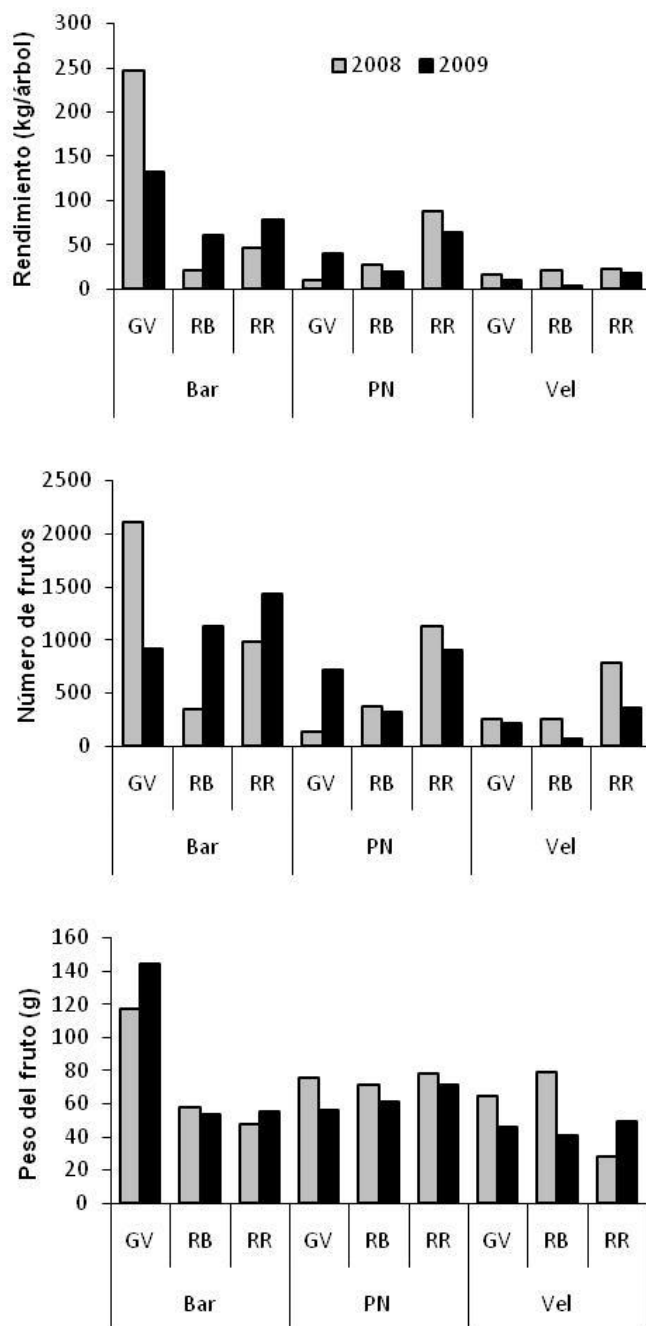


Figura 3.12. Rendimiento promedio anual (Kg árbol-1), Número de frutos por árbol y peso de frutos (g) de *P. guajava*, de los genotipos Guavatá victoria (GV), Regional Blanca (RB) y Regional Roja (RR), en las localidades de Barbosa (Bar), Puente Nacional (PN) y Vélez (Vel) durante los años 2008 y 2009 (n = 5 árboles por genotipo y localidad).

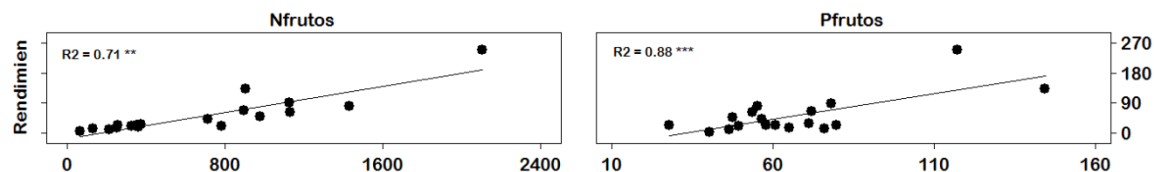


Figura 3.13 Correlación entre rendimiento con número de frutos por árbol y peso de fruto, datos promedio de todos los genotipos de guayaba.

3.5 Conclusiones

Las fases fenológicas reproductivas de guayaba, especialmente la floración y los estadios iniciales de formación del fruto coinciden con el periodo de lluvias indicando que estas fases requieren un balance positivo de agua.

En las localidades de baja altitud como Barbosa y Puente Nacional, las temperaturas bajas nocturnas se relacionaron de forma negativa con los eventos reproductivos como formación de yemas y floración

El Vélez localidad con mayor altitud, las temperaturas altas favorecen el evento reproductivo de floración esto influye en una asincronía de este evento en relación a las localidades de menor altitud.

Las fases más sensibles y más influenciadas con los factores ambientales fueron las fases tempranas de formación de yemas, flores y fruto cuajado.

Los genotipos regionales de guayaba GV, RB, RQ y RR tienen un patrón sigmoide simple, con tres fases de desarrollo, en la fase 3 se definen las diferencias genotípicas del peso de fruto.

Se destaca el potencial fisiológico de GV en Barbosa con una mayor tasa fotosintética, mayor rendimiento y mayor peso de fruto, seguido de RR en Vélez y RB en Puente Nacional.

3.5 Referencias

Aguilar, L. A., Mendoza, L. M., Mena, J. Ch. 2003. Comportamiento del guayabo en la Región oriente de Michoacán. En. Padilla, R. J., Reyes, M. L., González, E. G., Perales M. A. (Eds). Memoria Primer Simposio Internacional de la Guayaba. Aguascalientes, México. Diciembre del 2003.

Álvarez, J.G., Rodríguez-Soalleiro, R., Vega, G. 1999. Elaboración de un modelo de crecimiento dinámico para rodales regulares de *Pinus pinaster* Ait en Galicia. Invest Agrar: Sist Recur For 8(2), 319-334.

Bendix, J., Homeier, J., Cueva, E., Emck, P., Breckle, S., Richter, M., Beck, E. 2006. Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain forest. Int J Biometeorol 50(6): 370-384.

Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. Biotropica 15: 81-89.

Cañizares A., Laverde D., Puesme R. 2003. Crecimiento y desarrollo del fruto de guayaba (*Psidium guajava* L.) en Santa Bárbara, Estado de Monagas, Venezuela. UDO Ag 3(1) 34-38.

Chmielewski, F., Muller, A., Bruns, E., 2004. Climate changes and trends in phenology of fruit trees and field crops in Germany, 1961–2000. Agr Forest Meteorol 121, 69–78.

Dantas B:F., Pereira S.M., Ribeiro L., Trajano M.J., Silva D. J., Duenhas L.H., Coelod.L. M., Bassoi L. H. 2007. Metabolic responses of guava trees irrigated with different N and K levels in Sao Francisco Valley. Rev Bras. Frutic, Jaboticabal. 29 (2), 323-328.

Dhief A. Gorai M., Aschi-Smiti S., Neffati M., 2009. Comparative phenological and water potential patterns of three *Calligonum* species in the Eastern great Erg of Tunisia. Flora 204: 581-592.

Estrella, N., Sparks, T.H., Menzel, A., 2009. Trends and temperature response in the phenology of crops in Germany. Glob Change Biol 13, 1737–1747

Farfan P.D., Insuasty O., Casierra F. 2006. Distribución espacio temporal y daño ocasionado por *Pestalotia* spp. en frutos de guayaba. Revista Corpoica. Ciencia y Tecnología agropecuaria 2: 89-98

Fournier, L. A., Di Stefano, J. F. 2004. Variaciones climáticas entre 1988 y 2001 y sus posibles efectos sobre la fenología de varias especies leñosas y el manejo de un cafetal con sombra en la ciudad de Colon de Mora. Costa Rica. Agron. Costarric. 28(1): 101- 120.

- Fuentes, V. R., Granda, M., Lemes, C., Rodriguez, C. 2001. Estudios fenológicos en plantas medicinales XII. Rev Cubana Plant Med. 3: 87-92.
- Galindo, J.R., Clavijo, J. 2009. Fenología del cultivo de arveja (*Pisumsativum* L. var. Santa Isabel) en la sabana de Bogotá en campo abierto y bajo cubierta plástica. Revista Corpoica – Ciencia y Tecnología Agropecuaria 10(1), 5-15.
- Garriz, P. I., Alvarez, H. I., Colavita, G. M. 2005. Growth pattern of “Abbe Fetel” pear fruits. Acta Hort. 674: 321-327.
- Hernández-Delgado, S., Martínez de Lara, J., Padilla Ramírez S. y Mayek Pérez N. 2003. Diversidad genética de *Psidium* sp en la Región Calvillo-Cañes. México. In: Padilla, R. J. S., L. Reyes M., E. González G. y M.A. Perales de la C. (Eds.). Primer simposio Internacional de la Guayaba, Aguascalientes, México. Diciembre de 2003. 177-183.
- Hernández, S., Padilla, J. S., Nava, A., Mayek, N. 2007. Morphological and genetic diversity of Mexican guava germplasm. PGRA 5: 131-141.
- Hoyos-García, D., Morales-Osorio, J.G., Chavarría-Ardila, H., Montoya-Ríos, A.P., Correa-Londoño, G., Jaramillo-Villegas, S.D.C. 2012. Growing degree days accumulation in a cucumber (*Cucumis sativus* L.) Crop Grown in an Aeroponic Production Model. Rev. Fac. Nal. Agr. Medellín. 65:6389-6398.
- Hu Q, Weiss A, Feng S, Baenziger P. S. 2005. Earlier Winter wheat heading dates and warmer spring in the US Great plains. Agric. Forest Meteorol. 135: 284-290
- Laguado, N., Marin, M., Arenas, L., Araujo, F., Castro C., Rincon A. 2002. Crecimiento del fruto de Guayaba *Psidium guajava* L. de tipo criolla roja. Rev. Fac. Agron (LUZ). 19: 273-283.
- Laguado, N., Rendiles, E., Marin, M., Arenas de Moreno, L., Castro, C. 1999. Crecimiento de frutos de guayabo (*Psidium guajava* L.) del tipo criolla roja. Etapa I. Rev. Fac. Agron. (LUZ). 16 Supl. 1: 30-35.
- Lemus-Jimenez, L., Ramirez, N. 2002. Fenología reproductiva en tres tipos de vegetación de la planicie costera de Paraguaná, Venezuela. Acta Cien. Venez. 53: 266-278.
- Lozano, J. C., Toro, J. C., Garcia R., Tafur R. 2002. Manual sobre el cultivo del guayabo en Colombia. Primera edición. Cali, Colombia.
- Mata B. C., Rodriguez, A.M. 1999. Cultivo y producción del guayabo. Editorial Trillas. Ciudad de México, D.F. México.

- Maues M., Couturier G. 2002. Biología floral e fenología reproductiva do camu-camu (*Myrciariadubia* H.B.K . McVaugh Myrtaceae) no Estado Para, Brasil. Rev. Bras. Bot.. 25 (4) 441-448.
- Mercado-Silva, E., Bautista, P., Garcia-Velasco M. 1998. Fruit development, harvest index and ripening changes of guavas produced in Central Mexico. Postharvest Biol Tec. 13: 143-150.
- Morisette J.T. Richardson A.D., Knapp A.K., Fisher J.I., Graham E.A., Abatzoglou J. 2009. Tracking the rhythm of the seasons in the face of global change: phonological research in the 21 st century. Front. Ecol. Environ 7(5):253-260. Doi: 10.1890/070217.
- Mounzer O. H., Conejero W., Nicola's E., Abrisqueta I. 2008. Growth pattern and phonological stage of Early maturing peach trees under a Mediterranean climate. Hort Science 43(6) 1813-1818.
- Mutke, S.; Gordo, J.; Climent, J.; Gil, L. 2003. Shoot Growth and Phenology Modelling
- Nakasone, H., Paull, R. E. (Eds.). 1997. Tropical Fruits. UK. CAB Internacional.
- Nava, A., González, A., Sánchez, P., Pena, C., Livera, M. M., Díaz, G. 2003. Potencial de producción y fisiología del guayabo (*Psidium guajava* L.) en Iguala Guerrero. En. Padilla, J., Reyes, L., González, E., Perales, M. A. (Eds). Memoria Primer Simposio Internacional de la Guayaba. Aguascalientes, México.
- Ortiz E.C, J. Homeier, S. Breckle, J. Bemdix, P. Emck, M. Ritcher, E. Beck. 2006. Seasonality in an evergreen tropical montain rainforest in southern Ecuador. Ecotropica 12(2) 69-85.
- Padilla RJS., González G.E., Reyes ML., Mercado M.A., Mayek. 2003. Caracterización de germoplasma de guayabo de la región Calvillo-Cañones. In: Memoria Primer Simposio Internacional de Guayaba. Padilla RJS., Reyes ML., González G.E. Perales M.A (eds). AguasCalientes. México. Pp 54-70
- Peltonen-Sainio, P., Rajala A. 2007. Duration of vegetative and generative development phases in oat cultivars realeassedsence 1921. Field Crop. Res. 101: 72-79-
- Pereira, W. E., Araujo, F. C., Lopes, D., Horst, C. B., Cecon, P. R., Santos, R. B. 2000. Rendimiento e algunas características físicoquímicas dos frutos de seis variedades de goiabeira desenvolvidos em condicoes de déficit hídrico. Rev. Ceres. 272: 349-362.
- Porter, J.R., Delecolle, R., 1988. Interaction of temperature with other environmental variables in controlling the development of plants. Sym Soc Exp Biol 42, 133–156.

- Qadir, G., Ahmad, S., Hassan, F., Cheema, M.A. 2006. Oil and fatty acid accumulation in sunflower as influenced by temperature variation. *Pakistan J Bot* 38(4): 1137-1147.
- Ramírez, J., González, E., Esquivel, F., Mercado, E., Hernández, S., Mayek, N. 2002. Caracterización de germoplasma sobresaliente de guayabo de la región Calvillo-Canones, Mexico. *RFM*.25: 393-399.
- Rathore, D.S. 1976. Effect of season on the growth and chemical composition of Guava (*Psidiumguajava* L.) fruits. *J Hort Science*.41:41- 47.
- Reich, P., Borchert, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J Ecol* 72: 61-74.
- Rodriguez A. B. 2009. Influencia de la temperatura del aire y del raleo sobre el tamaño del fruto de peral *Pyruscommunis* cv. *William's* durante sus distintas fases de desarrollo. Tesis de Magister en Ciencias Agrícolas. INTA. Córdoba 177 p.
- Rodriguez, R., Argwal, P.C., Saha S.K. 1971. Physicochemical changes during development of Safeda guava fruit. *IFP*. 25, 5-12.
- Rojas-Lara, P. C., Pérez-Grajales, M., Colinas-León, M.T.B. 2008. Sahagún-Castellanos, J., Avitia-García, E. Modelos matemáticos para estimar el crecimiento del fruto de chile manzano (*Capsicumpubescens*R y P). *Rev. Chapingo Ser. Hortic.* 14(3): 289-294.
- Rojas-Sandoval, J., Meléndez-Ackerman, E. 2011. Wind-facilitated self-pollination in *Harrisiaportoricensis* (Cactaceae): a mechanism for reproductive assurance. *Int. J. Plant Reprod. Biol.* 3: 127-131.
- Ruiz c., Ortiz C.A., Aceves N., Becerril R. 1992. Caracterización fenológica del guayabo. *Agrociencia, Serie Agua-Suelo-Clima*, 23(2): 95-114.
- Sacks, W.J., Kucharik, C.J., 2011. Crop management and phenology trends in the U.S. Corn Belt: impacts on yields, evapotranspiration and energy balance. *Agr Forest Meteorol* 151, 882–894.
- Salazar, D. M., Melgarejo, J., Martinez, R., Martínez, J., Hernandez, F., Burguera, M. 2006. Phenological Stages of the guava tree (*Psidiumguajava* L.). *Sci. Hortic-amsterdam*. 108: 157-161.
- Salinero. M. C., Vela, P., Sainz, M. J. 2009. Phenological growth stages of Kiwi fruit (*Actinidiadeliciosa* “Hayward”). *Sci. Hortic*.121: 27-31.
- Siebert, S., Ewert, F., 2012. Spatio-temporal patterns of phenological development in Germany in relation to temperature and day length. *Agr Forest Meteorol* 152 (15), 44–57.

Tao F, Yokozawa M, Xu Y, Hayashi Y, Zhang Z (2006) Climate changes and trends in phenology and yields of field crops in China, 1981–2000. *Agr Forest Meteorol* 138, 82–92.

Yusof, S, Suhailam M., 1987. Physicochemical changes in guava (*Psidiumguajava* L.) during development and maturation, *J. Sci. Food Agric.* 38, 31-59.

4. Capítulo 4. Environmental effects on fruit quality during ripening of Colombian guava (*Psidium guajava* L)

Running title: Environment and guava quality during ripening

Adaptado del artículo sometido al “Brazilian journal Plant Physiology. por María Elena Solarte, Luz Marina Melgarejo, Orlando Martínez, María Soledad Hernández, Juan Pablo Fernández-Trujillo

4.1 Abstract

The effect of three altitudes (1570, 1720 and 1890 masl) on fruit quality of four guava genotypes (Regional Roja, RR; Regional Blanca, RB; Guavatá Victoria, GV; Ráquira Blanca, RQ) growing in a traditional semi-wild crop system was studied. Fruit weight and color development were affected by the environment. At lower altitudes, where warmer temperatures and high radiation predominate, a higher fruit weight was accompanied by quick color change from green to yellow in RR and GV, while the opposite trend occurred at the highest altitude, but this response was not observed in RB or RQ. A significant genotype x environment interaction was found for fructose, sucrose and organic acid content (malic, citric, succinic, oxalic and ascorbic acids). In general, organic acid content increased with altitude with the exception of one genotype. Environmental factors associated with altitude that affected the differences in fruit quality among the genotypes were vapor pressure deficit (VPD), maximum photosynthetic photon flux density (PPFDmax) and temperature difference between day and night (ΔT °). The differences in organic acid content can be a good tool to provide guava fruit with different tastes to the market, according to consumer preferences, and for quality-oriented breeding with selected growing areas to produce extra-quality fruit.

Keywords: Sugars, organic acid, skin color, genotype x environment, pre-harvest factors, fruit quality traits.

4.2 Introduction

Psidium guajava, a plant originally from Mesoamerica and South America, is cultivated in many tropical and subtropical countries. A great diversity of semi-wild and grown forms of guava occurs, with a wide range of morphological characteristics and nutritional quality (Muhammad et al., 2010; Singh, 2011). Guava is grown in a wide range of altitudes in tropical and subtropical climates ranging from sea level up to 2000 masl. In Colombia, the more extensive growing area is located in semi-wild conditions in the department of Santander. The plant genotypes used in this area are “Regional Roja” (RR, with a pink-fleshed pulp) and others with white-flesh such as “Regional Blanca” (RB), “Guavatá Victoria” (GV) and “Ráquira Blanca” (RQ). The Santander area has a bimodal climatic pattern with two rainy periods: March-April and September-October. The average annual rainfall is 1780 mm and the average temperature is 20°C.

Changes in quality traits of the guava during fruit ripening have been assessed in different regions of the world (Mercado-Silva et al., 1998; Bashir and Abu-Goukh, 2003; Jain et al., 2003; Nisha et al., 2003; Soares et al., 2007; González et al., 2011). Some studies on quality and chemical composition in relation with the environment have been described in terms of seasonal variation, geographic location or cultural practices. Guavas growing in spring and summer have a lower sugar content and lower total titratable acidity, as compared with those grown in autumn and winter. These differences are explained by the effect of low temperatures during fruit ripening on the tree (Mercado-Silva et al., 1998). Also, Thaipong and Boonprakob (2005) found that fruit quality traits like weight and ascorbic acid were influenced by seasons. However, the interaction genotype x environment (G x E) on fruit quality has been little studied.

In this study, the guava fruit picked from the different genotypes and the Colombian environments were used as factors to estimate the interaction genotype x environment and mean effects on fruit quality.

4.3 Materials and methods

4.3.1 Plant material and fruit sampling

Three white-fleshed *Psidium guajava* L. genotypes (“Regional Blanca”, RB; “Guavatá Victoria”, GV; “Ráquira Blanca”, RQ) and one pink-fleshed genotype (“Regional Roja”, RR) were sampled from a local orchard with a traditional semi-wild crop system, during the main harvest (October–November) in Barbosa and Puente Nacional and (November–December) in Vélez during 2008 and 2009. Flowering times occurred between April and May. The orchards were located in three municipalities of Santander (Colombia): Barbosa, 1570 masl; Puente-Nacional, 1720 masl; Vélez, 1890 masl (geographical coordinates in Table 1). The nutritional status of the trees was monitored annually through soil testing analysis to ensure that all plants were nutritionally well and under similar conditions. The guavas were picked from the middle canopy of four trees per location and genotype from 10-year-old trees at four stages of development, based on the fruit skin color and age (days after flowering, DAF) as follows: stage I, dark green skin color and 90–120 DAF; stage II, light green skin color and 121–140 DAF; stage III, yellowish green skin color and 141–159 DAF; stage IV, yellow skin color and 160–170 DAF.

For each genotype, organic acids and sugars were analyzed in stages II, III, IV during ripening on the tree, while fruit weight was measured in stages III and IV, and skin color in all stages. Weight, skin color and ascorbic acid were measured in fresh fruit at harvest, and the sugars and the rest of organic acids were later analyzed in material frozen (−80°C) at harvest.

4.3.2 Environmental measurements

The environmental measurements were registered every 20 minutes during the harvest season of 2009–2010 (Table 4.1), using microclimatic stations (Coltein, 2008) integrated with Photosynthetic Active Radiation (PAR) sensors (LI 190 B, LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA), relative humidity (RH) and temperature sensors (THR-102, USA), and a rain gauge (Davis Rain collector II 0.2 mm, 07852, Davis Instrument, USA) connected to a Hoboware pro unit U12-006 (USA) data logger and interface module Ref SMI-101 (USA). The Daily Photosynthetic Photon Flux Density was recorded as the average of all the registers between 6:00 and 18:00 h (Mean day PPFD). The maximum PPFD value was also registered during the day (PPFD_{max}). The vapor pressure deficit (VPD) was calculated according to Allen et al. (1998). The mean temperature was registered as the average of all measurements during the study period. Annual precipitation was the average of the sum of the monthly precipitation during the two years of the study.

Table 4.1. Mean of environmental variables measured during guava fruit ripening in different locations of Colombia during the harvest season 2009-2010.

Environmental variables	Location		
	Barbosa	Puente-Nacional	Vélez
Coordinates	Lat: 5°56'36"N	Lat: 5°57'04"N	Lat: 5°57'03"N
	Long: 73°36'46"W	Long: 73°41'07"W	Long: 73°39'45"W
Altitude (masl)	1570	1720	1890
Mean temperature (°C)	19.7	19.4	17.5
$\Delta T^{\circ}\text{day-night}$ (°C)	1.3	5.2	4.9
Relative humidity (%)	83.6	86.0	87.8
Mean day PPFD ($\mu\text{mol photons.m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	385.9	689.6	624.8
PPFDmax ($\mu\text{mol photons.m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	2005	2196	2167
VPD (kPa)	2.6	2.6	2.3
Precipitation (mm)	1333	1686	1691

4.3.3 Fruit weight and skin color

The fresh and dry weight of ten fruits was monitored. Established a weight evolution curve in the time and its relationship with physiological time. The fruit obtained from four trees per genotype, environment and stage of development were collected for determination of fresh and dry weight. Skin color was analyzed using a spectrophotometer (MiniScan XE Plus, Hunter Associates Lab., Reston, VA, USA). Ten fruits of four trees per genotype, environment and stage of development were collected. Color measurements were performed in two opposite sides of the equator of the fruit. The CIE color indices lightness, chroma and hue angle (L^* , C^* and H^* , respectively) were averaged in ten fruits per combination of genotype x environment x stage.

4.3.4 Soluble sugars

Extraction and quantification of fructose, glucose and sucrose from guava fruit was based on the method of Chinnici et al. (2005). One gram of flesh tissue was extracted with 8 mL type-1 water and shaken on an ice bed for 20 min. The extract was centrifuged at 4000 g_n for 20 min at 4°C, and the supernatant was collected and passed through a 0.22 µm syringe filter before HPLC analysis. Individual sugars were separated and quantified using liquid chromatography (Waters, Milford, MAUSA) with a 300 x 7.8 mm Rezex RCM-monosaccharide column Ca+ (8%) of 8 µm particle sizes equipped with a refractive index detector 2414 (Waters). The oven temperature was 86°C, the detector temperature was 44°C and a 0.6 mL·min⁻¹ flow of type-1 water was used as the mobile phase. Sugars were identified by comparing retention time and calibration curves of external standards using the software: Empower2 2005-2008.

4.3.5 Ascorbic acid and organic acids

Organic acids were extracted and quantified from the guava fruit as described by Barrera et al. (2008) with a few modifications. Two grams of flesh tissue were extracted with 12 mL of 5 mM H₂SO₄. A 20 µL aliquot and injected into the Shimadzu HPLC system equipped with a UV-visible detector. To obtain the calibration curves, a standard mixture of ascorbic acid, citric acid, malic acid, oxalic acid and succinic acid, and at least five concentration levels between 0.01–1 mg·mL⁻¹ were used. Chromatogram peaks were identified by comparing retention times of samples with external standards (HPLC grade, Sigma, USA).

4.3.6. Statistical analysis

We used a sample field design. Four trees of four genotypes randomly distributed within one plot of local orchards were labeled for monitoring fruit development and ripening. The orchards were traditional semi-wild crop systems located in three environments. The effect of the three factors was measured and their interactions with fruit quality traits were obtained by a factorial general model as follows: $Y_{ijk(l)} = \mu + G_i + E_j + S_k + G_i * E_j + G_i * S_k + E_j * S_k + G_i * E_j * S_k + \varepsilon_{(ijk)l}$, where $Y_{ijk(l)}$ is the 1st replicate ($l = 1, 2, 3, 4$), of the i^{th} genotypes (G ; RB, GV, RQ or RR) and j^{th} environment (E ; Barbosa, Puente-Nacional, or Vélez) under the k^{th} stage of development (S ; II, III, IV and also I for color). μ is the mean effect; G , E , and S are the estimated effects, and ε is the error of the model. An analysis of variance was conducted using the software: Statistix version 9.0.

The relation among environmental factors and guava fruit quality traits (fruit weight, skin color, sugars, organic acids) was modeled by stepwise multiple linear regressions (four genotypes growing in three environments) as follows: $Y_{ij(l)} = a + bX_{1i} + cX_{2i} + dX_{3i} + eX_{4i} + fX_{5i} + gX_{6i} + hX_{7i} + \varepsilon_{ij(l)}$, where l is the l^{th} observation of the i^{th} quality trait; a, b, c, d, e, f and g are regression coefficients and capital letters, the major effects. X_{1i} = Mean day Photosynthetic Photon Flux Density PPFD ($\mu\text{mol photons.m}^{-2}\text{s}^{-1}$); X_{2i} = PPFDmax; X_{3i} = mean temperature ($^{\circ}\text{C}$); X_{4i} = Δ temperature effect (difference between day and night, $^{\circ}\text{C}$), X_{5i} = relative humidity (RH, %); X_{6i} = VPD vapor pressure deficit (kPa); X_{7i} = Precipitation (mm); ε = experimental error of the model. El peso seco dry weight were modeled by a logistic model as follows: $Ps = a / (1 + e^{-b \cdot c \cdot x_{\text{dia}}})$, where coefficient a is the maximum dry weight by the fruit, b controls the rate of growth and c affects the slope of the growth curve and D is the time (days from full bloom), using the Statistix 9.0. The suitability of the logistic model was evaluated using the R^2 value and the error mean square (EMS).

4.4 RESULTS

4.4.1 Genotype and environment interaction with fruit quality traits during development and ripening

The mean fruit weight of guava genotype was dependent on the environment, with the GV and RB genotype showing the highest weight and RQ the lowest (Table 4.2). The genotype GV of Barbosa and the RB genotype of Puente-Nacional presented the heaviest fruits (G x E interaction significant at $P < 0.0001$, Table 4.2). The fruit of the genotype RQ was the lightest and it was the least influenced by the environment (Table 4.2). The lowest fruit weight was attained in the location with the highest altitude (Vélez), in contrast with the locations with the highest average temperatures such as Barbosa and Puente-Nacional (Table 4.1).

Table 4.2. Mean of fruit weight (n= 10; in g) growing in three different environments (see Table 4.1). The mean genotype effect and the two-way interaction genotype x environment were significant at $P<0.0001$. Means followed by different letters within columns were significant at $P=0.05$ according to a Tukey HSD all-pairwise comparisons test.

Located		Barbosa	Puente Nacional	Vélez
Genotype	RR	53.0 ^{cde}	69.7 ^b	32.4 ^f
	RB	41.0 ^{ef}	71.9 ^b	68.2 ^{bc}
	RQ	42.9 ^{ef}	33.4 ^f	34.2 ^f
	GV	95.0 ^a	65.6 ^{bcd}	49.7 ^{def}
Mean located		58.0 ^A	60.1 ^A	46.1 ^B

The changes in skin color in the genotype throughout ripening on the trees (a decrease in hue angle, Fig. 4.1) were typical in the guava. However, it was more pronounced in the pink-fleshed RR genotype ($\Delta H^*_{\text{dark green-yellow}} = 24.8$ $P<0.0001$) in contrast to the white pulp of GV, RQ and RB ($\Delta H^*_{\text{dark green-yellow}} = 16.1$; 20.1 and 18.8 , respectively). The color coordinates L^* and C^* increased during ripening (Fig.4.1).

All the skin color coordinates showed significant interactions $G \times E$, $G \times S$ and $G \times E \times S$. The main difference of skin color in relation to significant $G \times E$ interaction ($P<0.05$; supplementary Table 1) was reflected in a higher ΔH^* of RR throughout ripening in Barbosa, with a lower altitude, in contrast with Vélez with a higher altitude, having a lower change in L^* , C^* and H^* during ripening (Fig. 4.1; supplementary Table 1). The L^* and C^* of the genotype RR and GV had little variation during ripening in the Vélez environment, except for RQ and RB that showed an increase in both color coordinates (Fig. 4.1; supplementary Table 1).

- Sugars.

The predominant sugar was fructose with around 51% total sugars irrespective of the genotype considered, followed by glucose (26%) and sucrose (22%) (Fig.4.2, Table 4.3). Sucrose gradually decreased during ripening depending on the genotype or environment (three-way interaction significant at $P = 0.017$). Generally, the sucrose content was lower in the last phase of ripening (IV) with two exceptions in two locations. Sucrose significantly increased in phase IV in the genotype RR in Puente-Nacional and Vélez and also increased for genotype RQ in Puente-Nacional (Table 4.3, Fig. 4.2; Supplementary

Table 2; data not shown). The genotype RB of Barbosa and Vélez had the highest content of sucrose in stage II and RQ in Barbosa in stages III and IV (Supplementary Table 2; data not shown). The environment and stage of development did not affect fructose or glucose content and the GxExS and GxE interactions were not significant (Table 4.3; Supplementary Table 2; data not shown). Only genotypes from the Vélez and Barbosa locations showed mean differences in some sugars (fructose and glucose; Fig. 4.2 and Table 4.3) depending on stage of development. Differences in sucrose content were found between genotypes from Barbosa (Table 4.3).

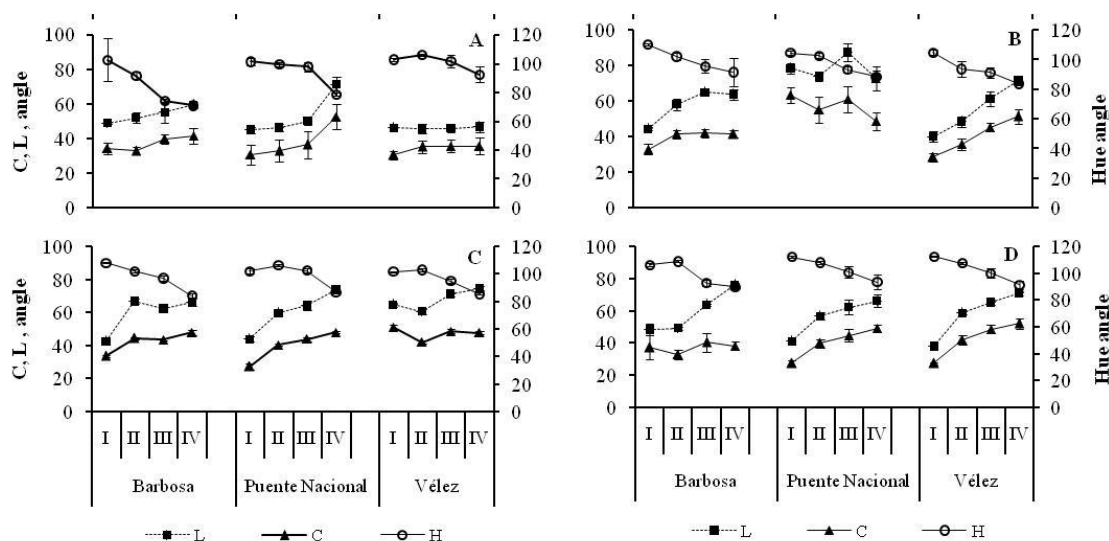


Figure 4.1. Skin color changes during fruit ripening of the four guava genotype monitored by lightness (L^*), chroma (C^*) and hue angle (H^*) color coordinates. Each point represents the mean \pm SE ($n=10$). A: Regional Roja, B: Regional Blanca, C: Guavatá Victoria, D: Ráquira Blanca.

- Organic acids.

Overall the predominant organic acids in means genotype guava fruit were succinic and citric, and to a lesser extent malic and oxalic (Fig. 4.3), but in some cases and irrespective of the stage of maturity studied. For example the RQ variety grown at Vélez had equal or even higher average concentration of malic acid during development as compared to citric acid (Table 4.3). All the organic acid decreased during ripening with the exception of ascorbic acid (Fig. 4.3). As regards the mean effects of the genotype, overall, RQ and RB showed the highest concentration of ascorbic, citric, malic and oxalic acids, while succinic acid content was the highest in the genotype GV. Among the stages of maturity studied, stages II and IV showed the highest ascorbic acid content (Fig 4.3), significant interaction, $P < 0.0001$ (Supplementary Table 2).

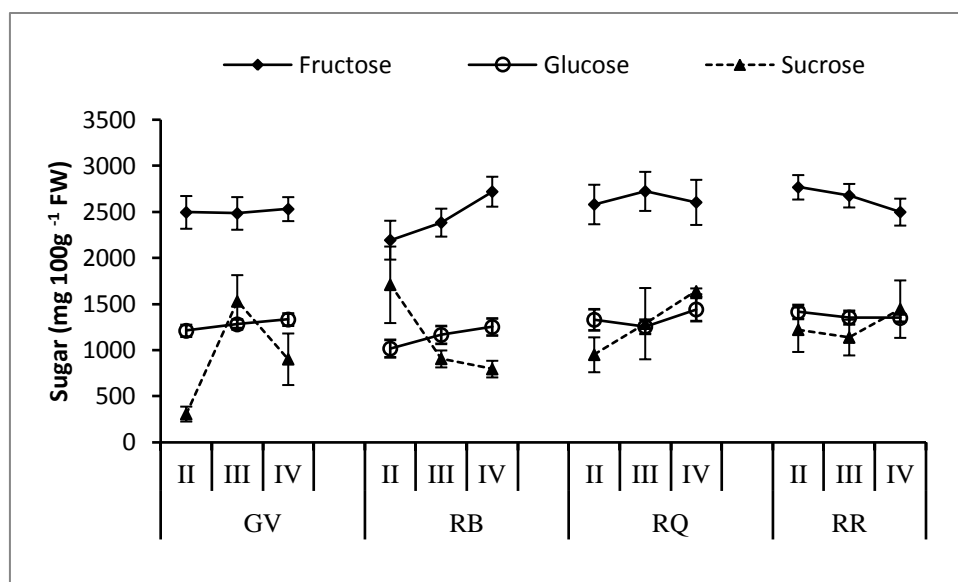


Figure 4.2. Carbohydrate contents in fruit of four guava genotype during ripening in the field. Bars are mean \pm SE (n=9).

Table 4.3. Means stage of sugar and organic acid content (n= 3; in mg.100 g⁻¹ FW pulp) of different genotype growing in different environments in Colombia. Genotypes were: GV, Guavatá Victoria; RB, Regional Blanca; RQ, Ráquira Blanca; RR, Regional Roja. Means of each environment followed by different letters were significant at P=0.05 according to a Tukey HSD test.

Environment	Genotype	Fructose	Glucose	Sucrose	Ascorbic acid	Oxalic acid	Citric acid	Malic acid	Succinic acid
Barbosa	GV	2065 ab	1222 ab	444 b	16 d	1434 ab	3477 a	1856 c	8135 a
	RB	2411 ab	1187 ab	1290 ab	409 b	2017 ab	5464 a	5259 b	8210 a
	RQ	2557 ab	1245 ab	1679 a	137 c	870 ab	2829 b	1888 c	4972 a
	RR	2739 ab	1380 a	1369 ab	9 d	359 b	1809 b	297c	2255 c
Puentes-Nacional	GV	2416 ab	1224 ab	780 ab	2 d	462 ab	1126 b	547 c	2592 b
	RB	2777 ab	1285 ab	702 ab	140 cd	980 b	3462 b	2474 c	4801 b
	RQ	2656ab	1342ab	1095ab	99cd	1150 ab	2491 b	710 c	2911 b
	RR	2659 ab	1375 a	1401 ab	43 cd	950 b	3082 b	1684 c	5243 b
Vélez	GV	2809 ab	1429 a	1210 a	112 cd	2202 b	5571 a	4730 b	8435 b
	RB	2134 b	979 b	1492 ab	85cd	559 b	2074 b	1600 c	3277 c
	RQ	2895 a	1440 a	1235 ab	534 a	1573 a	5187 a	7293 a	6610 a
	RR	2489 ab	1354 ab	838 ab	49 cd	466 b	2119 b	1039 c	2918 c
Genotype (mean)	GV	2400 A	1250 AB	862 A	41 C	1372 AB	3360 A	2345 B	6307 A
	RB	2457 A	1159 B	1004 A	171 B	1114 AB	3265 A	2626 AB	4770 A
	RQ	2695 A	1376 A	1163A	254 A	1830 A	3622 A	3317 A	4995 A
	RR	2628 A	1371 A	922 A	30 C	525 B	2122 B	837 C	3120 B

Some genotype such as RQ and RB showed high average contents of ascorbic, citric and malic acids (Table 4.3), but the significance of two and three way interactions (GxE, GxS, GxExS; Supplementary Table 2) for most of the organic acids revealed that these levels were also modulated by the environment and stage of development. Considering genotype and environmental influence over organic acids in different stages, the highest value was obtained in full ripe fruit of the genotype RQ growing in Vélez (Table 4.3). Locations with the highest altitudes exhibited higher contents of ascorbic, citric, oxalic and malic acid in the genotype RQ and GV (significant interaction G x E at $p \leq 0.5$, Table 4.3, Supplementary Table 2). Inversely, the genotype RB showed a higher content of acids in full ripe fruit in Barbosa, the location with the lowest altitude (Table 4.3; Supplementary Table 2). The genotype RR showed the lowest organic acid concentration in all the locations studied with a general trend to decrease during ripening on the tree.

Ascorbic acid increased during ripening on the tree in the genotype GV in three locations, while in the genotype RB, it increased in Barbosa and Vélez and in the genotype RQ, the

increase was in Vélez and Puente-Nacional. The genotype RR showed higher levels of ascorbic acid in stage III of maturity and decreased thereafter in the full ripe stage (Fig. 4.3).

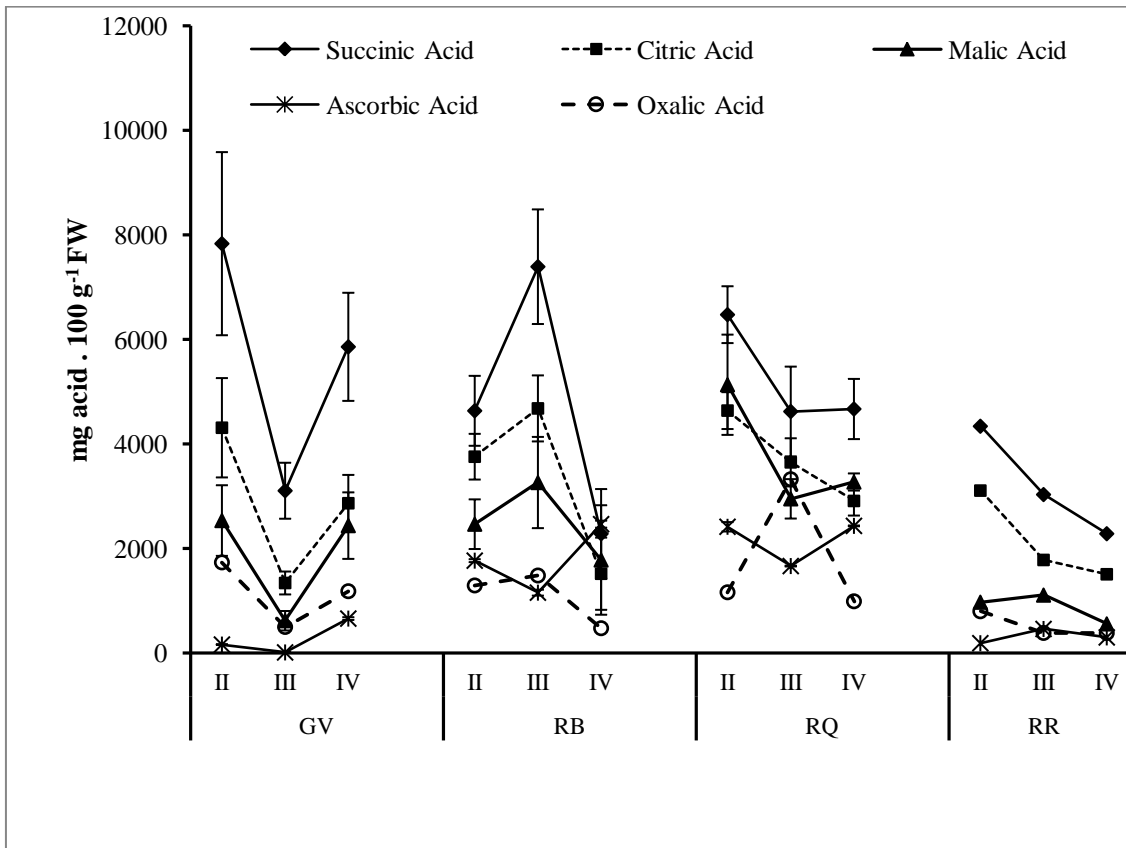


Figure 4.3. Organic acid content in fruit of four guava genotype during ripening in the field. Bars are mean \pm SE (n=9).

4.4.2 Relationship between quality traits and environmental factors by stepwise linear regression

The regression per genotype was justified by the G \times E interaction found in most of the quality traits analyzed (Tables 4.4 and 4.5).

Table 4.4 Stepwise linear regression model of guava physical and biochemical traits ($\text{mg} \cdot 100 \text{ g}^{-1}$ FWpulp) obtained from two genotypes under three environments showing significance dependence on the environmental factors measured. The model for sucrose was non-significant. Probabilities: *, 0.05; **, 0.01, ***, 0.001; ns= non-significant.

Dependent	Genotype models			
Variable	Guavatá Victoria (GV)	R ²	Regional Blanca (RB)	R ²
Fructose	=80015.6-295.9(Tmedia)*	0.17	(-)1395.8+1534.5(VPD)*	0.16
Glucose	=3012.7-688.4(VPD)*	0.21	(-)994.6+857.9(VPD)*	0.19
Ascorbic acid	=1912.7 +230576(RH)***	0.62	3694.3-1.6 (PPFDmax)***	0.54
Citric acid	=63587.7-13626.9(VPD)***-12.3 (PPFDmax)**	0.63	11817.5+5640.8(VPD)**-0.5(PPFDmax)**	0.51
Succinic acid	=109659-16669.7(VPD)**-29.0 (PPFDmax)**	0.48	53789.9-22.8 (PPFDmax)**	0.32
Malic acid	=50132.0-13282.8(VPD)***-6.8 (PPFDmax)**	0.82	40712.2-17.7 (PPFDmax)**	0.38
Oxalic acid	=25436.0-5307.3(VPD)***-5.1(PPFDmax)**	0.58	7881.7+1929.5(VPD)**-5.4 (PPFDmax)***	0.62
Fruit weight	=650.4-0.3(PPFD max)**	0.39	(-)72.1-44.6 (VPD)** +0.1 (PPFDmax)**	0.65
Skin color coordinates				
Lightness (L*)	=40.1-14.6(VPD)*+0.03(PPFDmax)**	0.66	239.4+44.5(VPD)**-0.1(PPFDmax)**	0.46
Chroma (C*)	=69.8-9.3 (VPD)**	0.42	79.4+0.1(PPFDmax)***	0.34
Hue angle (H*, °)	=63.5+10.9 (VPD)*	0.23	48.6+16.5 (VPD)*	0.20

The VPD and ΔT ° day-night explained a strong positive with the fruit weight of the RQ and RR genotype (Table 5). The effect of PPFD on fruit weight was negative in GV and RQ (Tables 4.4 and 4.5). The environmental factors that explained better skin color changes were VPD and PPFDmax. The skin color coordinate H* was more affected by VPD and the skin color coordinates L* and C* were mostly influenced by PPFD and VPD (Tables 4.4 and 4.5). For the GV and RB genotype, the skin color H* coordinate showed a positive correlation with VPD, but this trend was negative in the RR genotype (Table 4.5).

Table 4.5. Stepwise linear regression model of guava physical and biochemical traits (mg.100 g⁻¹FWpulp) obtained from two genotypes under three environments showing significance depending on the environmental factors measured. Both models for fructose and glucose were non-significant. Probabilities: *, 0.05; **, 0.01, ***, 0.001; ns= non-significant.

Dependent variable	Genotype models			
	Ráquira Blanca (RQ)	R ²	Regional Roja (RR)	R ²
Sucrose	345485+6517(VPD)***+8708.7(ΔT ^o)***-185.3(PPFDmax)***	0.74	... ns	...
Ascorbic acid	27791.1-957.2(VPD)***+646.6(ΔT ^o)**-14.0 (PPFDmax)**	0.90	(-)315773+9.5(ΔT ^o)***	0.42
Citric acid	24304.2-8311.4 (VPD)***	0.51	1455.2+252 (ΔT ^o)*	0.10
Succinic acid	451677+10614(ΔT ^o)**-229.3(PPFDmax)**	0.55	(-)16902.9+6985.1(VPD)*+766.4(ΔT ^o)**	0.29
Malic acid	52347.0-19588.6(VPD)***	0.93	(-)122.3+309.5(ΔT ^o)***	0.35
Oxalic acid	6108-1971.6(VPD)**	0.38	(-)3640.3+1462.3(VPD)*+151.6(ΔT ^o)**	0.33
Fruit weight (g)	49.8+53.2 (VPD)***-0.1(PPFDmax)**	0.5	(-)403.2+167.0(VPD)***+10.6(ΔT ^o)***	0.69
Skin color coordinates				
Lightness (L*)	ns	-	(-)45.2+39.5(VPD)***	0.43
Chroma (C*)	ns	-	(-)15.9+21.9(VPD)*	0.15
Hue angle (H*, °)	ns	-	161.4-36.3(VPD)***+4.4(ΔT ^o)***	0.89

Changes in fructose and glucose in the GV and RB genotype (Table 4.4) were slightly related ($P = 0.04$, 0.02 , respectively) with average temperature ($R^2 = 0.17$, 0.21 , respectively) and VPD ($R^2 = 0.16$, 0.19 ; $P = 0.0$ and 0.0 , respectively). On the other hand, the pattern of the RQ genotype (Table 5) showed high correlation between sucrose and ascorbic acid with VPD, ΔT and PPFDmax ($R^2 = 0.74$ or $R^2 = 0.90$, respectively; $P < 0.000$ for both traits).

VPD and PPFDmax showed negative relationship with the organic acid content in most of the genotype (Tables 4.4 and 4.5).

4.5 Discussion

This study showed the existence in Colombia of guava genotype with potential for a new consumer market and industry.

The trends of guava skin color turning from dark green to yellow during ripening were similar to data from González et al. (2011), though the magnitude of skin H^* change was more noticeable in our study (Fig. 4.1) probably due to the large contribution of environmental conditions (Table 4.1), particularly in the genotype RR (Fig. 4.1). The main environmental factor that positively influenced the color coordinates was ΔT° , as observed in skin H^* (Table 4.5), probably due to the increase in carotenoids in the guava skin (Gonzalez et al., 2011) and the skin color dependence on ethylene biosynthesis (Flores et al., 2001). Also, in the mango and tomato, an increase in the content of carotenoids was associated with an increase of mean temperature (Medlicott et al., 1986; Gautier et al., 2008).

VPD and PPFDmax had no clear trend in the skin color coordinates L^* and C^* , the effect of these factors fluctuates depending on the genotype. The increase of L^* is a trend that may be associated with chlorophyll degradation (González et al., 2011), with a differential susceptibility to degradation of chlorophylls among genotype possibly existing (Tables 4.4 and 4.5). However, in RQ, the environmental factors were not significantly related to skin color (Table 5).

These genotypes had higher fructose content (Table 4.3) than other cultivars grown in the Neotropics (Soares et al., 2007). This characteristic is interesting in the genetic improvement of the guava because it was stable between genotype and environment.

The profile of sugars had a differential expression depending on the genotype and environments considered (Table 4.3; supplementary Table 2, data not shown). It was identified that the conditions of high altitudes (Vélez) improved the efficiency of fructose and glucose accumulation in the genotype RQ and GV, but the effect was the opposite in the genotype RR and RB. On the other hand, the lower altitudes increased sucrose content in the genotype RQ and RR, possibly due to genetic variability among genotype (Ackerly et al., 2000; Zeven, 1998) or by dependence on altitude (Fischer et al., 2007). This response was also found in fruit weight, fruit fresh weight of GV genotype increase at lower altitudes but decreased in the RQ, instead of the max fruit dry weight decreased with altitude in these two genotypes, this trend was consistent for two consecutive years (data not shown), GV y RQ in others environments and RR and RB showed variable trends between environments and between years, character found in Brazil (Pereira et al 2000). Additionally, higher radiation at lower altitudes and differences between day and night temperatures could displace the balance between sugar accumulation and degradation resulting in increased fruit weight.

Overall, environmental factors only slightly affected fructose and glucose content in the materials studied, while VPD, ΔT° and PPFDmax affected sucrose content only in the RQ genotype (Tables 4.4 and 4.5). The genotype RQ showed a greater accumulation of sucrose in the low altitude environment (Table 4.3), associated with higher VPD and

PPFD_{max} and a lower ΔT° (Table 4.1). The former environmental factors may contribute to increased accumulation by phloem flux and unloading of sucrose that is metabolically less active than hexoses and less accessible to consumption by respiration (Yelle et al., 1991). These environmental factors therefore could influence a non-ethylene dependent trait such as sugar content, particularly sucrose (Flores et al., 2001). Fructose and glucose could be accumulated in stable pools for oxidative metabolism or ascorbic acid biosynthesis (Sharaf and El-Saadany, 1996; Soares et al., 2007).

Guava from the locations studied showed oxalic and succinic acid, but also higher contents for some acids, as compared with previous reports (8.5-fold higher in citric acid and 28-fold higher in malic acid content; Wilson et al., 1982). Informal tasting showed a sour taste in GV (probably associated with a high succinic acid content, Table 4.3), and also RB in some locations such as Barbosa (probably due to higher levels of citric and malic acids balanced with lower contents in others, Table 4.3), as compared with the rest of genotype. This means that organic acids were dependent on the genotype and environment factors, in agreement with previous reports in commercial cultivars (Mercado-Silva et al., 1998; Cavalini et al., 2006; Thaipong and Boonprakob, 2005; Soares et al., 2007). In our study, when VPD and PPFD_{max} increased, the citric and succinic acid content decreased (Tables 4.4 and 4.5). VPD and PPFD_{max} can vary the status fruit water level (Leonardi et al., 2000; Genard et al., 2009) and decrease transpiration rate and photosynthesis (Habermann et al., 2003), affecting the primary fruit metabolism. Moreover, ascorbic acid significantly increased with an increase in ΔT° and RH, but decreased in PPFD_{max} (Tables 4.4 and 4.5). Ascorbic acid is synthesized from sugars supplied through photosynthesis in plants, a sunlight-dependent process with higher rates in morning hours and lower rates during the afternoon in the guava (Dhillon et al., 2010). Light intensity during fruit growth influences the amount of ascorbic acid formed (Gautier et al., 2008); although light is not essential for ascorbic acid biosynthesis in plants (Harris, 1975; Lee and Kader, 2000), this study showed that radiation above 2000 $\mu\text{mol photons.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ can decrease the content of ascorbic acid (Tables 4.1, 4.4 and 4.5). Growing under cool temperatures during daytime or nighttime also can benefit higher fruit vitamin C content (Nauer et al., 1974; Mercado-Silva et al., 1998), probably due to a lower average temperature of the environment which causes a higher content of organic acids (Lee and Kader, 2000), less use of these acids at lower temperatures by a lower respiration rate (Bron et al., 2005), and increased translocation of leaves at fruit substrates biosynthesis (Rathore, 1976).

The trend of increase in ascorbic acid with ripening has also been reported in the guava by Gómez and Lajolo (2008), associated with the prevalence of a more effective synthesis system. This trend has also been verified by other authors (Mercado-Silva et al., 1998; Teatitia et al., 1970), instead of the typical trend of decrease in other organic acids during ripening (Fig. 4.3), also reported by many authors in the guava (Mercado-Silva et al.,

1998; Singh, 2011) and other *Myrtaceae*, such as the arazá, in which, it is typical for acids to be used as substrates for respiration (Hernández et al., 2007).

This study can serve as basis to select guava fruit with a special taste balance between sugars and acids, focused on a consumer market perspective, or to develop new cultivars that grow optimally and produce quality fruit in a specific environment.

4.6 Conclusions

The purpose of this study was to contribute to knowledge of the effects of genotype environment on quality characteristics of guava fruit for quality nutritional importance in tropical and subtropical areas. The interaction GxE particularly affects the content of organic acids, the fruit weight and the development of color, but does not influence the content of sugars. The factors associated with a higher altitude decreases sucrose content in RQ y RR and fruit weight in GV, RQ and RR and increase the acid content organics in GV, RQ and RR. Ascorbic acid specifically increases with higher T° and HR but is affected by radiation greater than 2,000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Acknowledgements

Financial support for M.E. Solarte's PhD thesis and this research was provided by the Ministry of Agriculture and Rural Development (MADR; contract), Universidad Nacional de Colombia, Asohfrucol, Corpoica CIMPA experimental station, and “Comestibles el Éxito” (contract 094-1/06 “Ecophysiological characterization of guava varieties depending on their uses”). Thanks to Prof. María Milagros González-Real for valuable comments and suggestions about modeling.

4.7 References

- ACKERLY, D.D., DUDLEY, S.A., SULTAN, S.A., SCHMITT, J., COLEMAN, J.S., LINDER, R., SANDQUIST, D.R., GERBER, M.A., DAWSON, T.E., LECHOWICZ, M.J., 2000: The evolution of plant ecophysiological traits: Recent advances and future directions. *BioScience*. 50, 979-995.
- ALLEN, R.G., PEREIRA, L.S., RAES, D., SMITH, M., 1998: Crop evaporation. Guidelines for computing crop water requirements. FAO Irrigation and drainage paper 56, Rome, Italy.
- BARRERA, J., HERNÁNDEZ, M.S., MELGAREJO, L.M., MARTÍNEZ, O., FERNÁNDEZ-TRUJILLO, J.P., 2008: Physiological behavior and quality traits during

fruit growth and ripening of four Amazonic hot pepper accessions. J. Sci. Food Agric. 88, 847-857

BASHIR, H.A., ABU-GOUKH, A.B., 2003: Compositional changes during guava fruit ripening. Food Chem. 80, 557-563.

BRON, U.I., RIBEIRO, V.R., CAVALINI, F. C., JACOMINO, A.P., TREVISAN M.J., 2005: Temperature-related changes in respiration and Q_{10} coefficient of guava. Sci. Agric. (Piracaba, Brazil). 62(5), 458-463.

CAVALINI, F.C., JACOMINO, A.P., LOCHOSKY, M.A., KLUGE, R.A., MARCOS, O.E., 2006: Maturity indexes for Kamaguai and Paluma guavas. Rev, Bras. Frutic. Jaboticabal SP. 28, 176-179.

CHINNICI, F., SINABELLI, U., RIPONI, C., AMATI, A., 2005: Optimization of the determination of organic acids and sugars in fruit juices by ion-exclusion liquid chromatography. J. Food Comp. Anal. 18, 121-130.

DHILLON, W.S., CHOCHAN, S.K., SINGH, N., RATTAN, C.S., SINGH, D., 2010: Pre-bearing behaviour of some fruit crops under horti-silviculture system. Indian J. Hort. 67, 311-314.

FISCHER, G., EBERT, G., LÜDDERS, P., 2007: Production, seeds and carbohydrate content of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) fruits grown at two contrasting Colombian altitudes. J. Appl. Bot. Food Qual. 81, 29-35.

FLORES, F., BEN AMOR, M., JONES, B., PECH, J.C., BOUZAYEN, M., LATCHE, A., ROMOJARO, F., 2001: The use of ethylene-suppressed lines to assess differential sensitivity to ethylene of the various ripening pathways in Cantaloupe melons. Physiol. Plant. 113, 128-133.

GAUTIER, H., DIAKOU-VERDIN, V., BENARD, C., REICH, M., BURET, M., BOURGAUD, F., POËSSEL, J.L., CARIS-VEYRAT, C., GENARD, M., 2008: How does tomato quality (sugar, acid and nutritional quality) vary with ripening stage, temperature and irradiance? J. Agric Food Chem. 56, 1241-1250.

GENARD, M. GIBERT, C., BRUCHOU, C., LESCOURRET F., 2009: An intelligent virtual fruit model focusing on quality attributes. J. Hort. Sci. Biotech. ISAFRUIT Special Issue.157-163.

GÓMEZ, M.L., LAJOLO, F.M., 2008: Ascorbic acid metabolism in fruits: activity of enzymes involved in synthesis and degradation during ripening in mango and guava. J. Sci. Food Agric. 88, 756-762.

- GONZÁLEZ, I.A., OSORIO, C., MELÉNDEZ-MARTINEZ, A.J., GONZÁLEZ-MIRET M.L., HEREDIA F.J., 2011: Application of tristimulus colourimetry to evaluate colour changes during the ripening of colombian guava (*Psidium guajava* L.) varieties with different carotenoid pattern. Intl. J. Food Sci. Technol. 46, 671-897.
- HABERMANN, G., MACHADO, D.E., RODRIGUES, D.J., MEDINA, L.C., 2003: Gas exchange rates at different vapor pressure deficit and water relations of Pera Sweet orange plant with citrus variegated chlorosis (CVC). Scientia Hort. 98, 233-245.
- HARRIS, R. S., 1975: Effects of agricultural practices on the composition of foods. In: Harris, R.S., Karmas, E. (Eds.), Nutritional Evaluation of Food Processing, 2nd edn. AVI, Westport, CT, p. 33-57.
- HERNÁNDEZ, M.S., MARTÍNEZ, O., FERNÁNDEZ-TRUJILLO, J.P., 2007: Behavior of arazá (*Eugenia stipitata* McVaugh) fruit quality traits during growth, development and ripening. Scientia Hort. 111, 220-227.
- JAIN, N., DHAWAN, K., MALHOTRA, S., SINGH, R., 2003: Biochemistry of fruit ripening of guava (*Psidium guajava* L.): Compositional and enzymatic changes. Plant Foods Hum. Nutr. 58, 309-315.
- LEE, K., KADER, A.A., 2000: Preharvest and postharvest factors influencing vitamin C content of horticultural crops. Postharvest Biol. Technol. 20, 207-220.
- LEONARDI, CH., GUICHARD, S., BERTIN, N., 2000: High vapour pressure deficit influences growth, transpiration and quality of tomato fruits. Scientia Hort. 84, 285-296.
- MEDLICOTT, A.P., REYNOLDS, S.B., THOMPSON, A.K., 1986: Effect of temperature on the ripening of mango fruit (*Mangifera indica* L. var. Tommy Atkins). J. Sci. Food Agric. 37, 469-474.
- MERCADO-SILVA, E., BAUTISTA, P., GARCÍA-VELASCO, M., 1998: Fruit development, harvest index and ripening changes of guavas produced in Central Mexico. Postharvest Biol. Technol. 13, 143-150.
- MUHAMMAD, Y., FAROOG, U., HUSSAIN, K., 2010: Nutritional quality evaluation of different guava varieties. Pak. J. Agri.Sci. 47, 1-4.
- NAUER, E.M., GOODALE, J.H., SUMMERS, L.L., REUTHER, W., 1974: Climate effects on mandarins and Valencia oranges. California Agric. 28, 8-10.
- NISHA, J., DHAWAN, K., MALHOTRA, S., SINGH, R., 2003: Biochemistry of fruit ripening of guava (*Psidium guajava* L.): Compositional and enzymatic changes. Plant Foods Hum. Nutr. 58, 309-315.

PEREIRA, W. E., COUTO, F.A., SIQUEIRA, D.L., BRUNCKNER, C. H., CECON, P.R., BARROS, R. S., 2000: Rendimiento e algumas características físico-químicas dos frutos de seis variedades de goiabeira desenvolvidos em condições de déficit hídrico. Revista CERES 47 (272), 349-362.

RATHORE, D.S., 1976: Effect of season on the growth and chemical composition of guava (*Psidium guajava* L) fruits. J. Hortic. Sci. 51, 41-47

SHARAF, A., EL-SAADANY, S.S., 1996: Biochemical studies on guava fruits during different maturity stages. Ann. Agric. Sci, 24, 975-984.

SINGH, S.P., 2011: Guava. In: Yahia, E.M. (Ed.). Tropical fruit. Woodhead Publishing, Great Abington, Cambridge, UK, vol. 3, ch.6, 213-245.

SOARES, F.D., PEREIRA, T., MARQUES, M.O.M., MONTEIRO A.R., 2007: Volatile and non-volatile chemical composition of the white guava fruit (*Psidium guajava*) at different stages of maturity. Food Chem. 100, 15–21.

TEAOTIA, S.S., TRIPATHI, R.S., BHAN, S., 1970. Evaluation of indices for determination of maturity of guava (*Psidium guajava* L.).Hortic. Adv. 7, 99-107.

THAIPONG, K., BOONPRAKOB, U., 2005: Genetic and environmental variance components in guava fruit qualities. Scientia Hort. 104, 37-47.

WILSON, C.W., SHAW, P.E, CAMPBELL C.W., 1982: Determination of organic acids and sugars in guava (*Psidium guajava* L) cultivar by high-performance. J. Sci. Food Agric. 33, 777-780.

YELLE, S., CHETELAT, R.T., DORAIS, M., DEVERNA, J.W., BENNETT, A.B., 1991: Sink metabolism in tomato fruit. IV. Genetic and biochemical analysis of sucrose. Plant Physiol. 95, 1026-1035.

Supplementary Table 1. Analysis of variance showing means squares (*MS*), and probabilities according to an F-test for guava skin color coordinates. G= genotype, E= environment, S= stage, G x E= genotype x environment interaction, G x S= genotype x stage, E x S = environment x stage, G x E x S is the three-way interaction. Probabilities: *, 0.05; **, 0.01, ***, 0.001. df, degrees of freedom.

Color Parameter	Source	df	MS	F	P
L*	G	3	4219,1	50,3	***
	E	2	1193,0	14,2	***
	S	3	7797,9	92,9	***
	G*E	6	2336,8	27,9	***
	G*S	9	444,9	5,3	***
	G*E*S	24	445,4	5,3	***
	Error	550	83,9		
C*	Source	df	MS	F	P
	G	3	1933.3	35.9	***
	E	2	936.3	17,4	***
	S	3	26.51.4	49,3	***
	G*E	6	14.20.6	26,4	***
	G*S	9	121.5	2,06	*
	G*E*S	24	430.8	8	***
H*	Error	550	53.8		
	Source	df	MS	F	P
	G	3	1403,9	31,1	***
	E	2	476,6	10,6	**
	S	3	8171,4	180,9	***
	G*E	6	872,2	19,3	***
	G*S	9	128,9	2,9	*
	G*E*S	24	159,9	3,5	***
	Error	550	45,15		

Supplementary Table 2. Analysis of variance showing, degrees of freedom (df), means squares (*MS*), and probabilities according to a F-test for guava soluble sugar and organic acid traits. G= genotype, E= environment, S= stage, G x E= genotype x environment interaction, G x S= genotype x stage, E x S = environment x stage, G x E x S is the three-way interaction. Probabilities: *, 0.05; **, 0.01, ***, 0.001.

Source		Fructose	Glucose	Sucrose	Ascorbic Acid	Oxalic Acid	Citric Acid	Malic Acid	Succinic Acid
	Df	3	3	3	3	3	3	3	3
L	MS	1288984ns	0,10ns	2,058ns	1194045***	11110477***	3562112***	113827950***	141518081***
	Df	2	2	2	2	2	2	2	2
E	MS	629532ns	0,000ns	0,559ns	214934***	3036613***	27188083***	86880528***	79617441***
	Df	2	2	2	2	2	2	2	2
S	MS	311502ns	0,003ns	0,250ns	80388***	2713684***	32002031***	987770ns	33507554***
	Df	6	6	6	6	6	6	6	6
L x E	MS	4113082*	0,002	5,689*	1304744***	26093155***	162139765***	2707688***	346743313***
	Df	4	4	4	4	4	4	4	4
E x S	MS	1669437	0,008ns	1,802ns	69286***	7878667***	24477491***	2274635***	85375655***
	Df	6	6	6	6	6	6	6	6
L x S	MS	1995044	0,025ns	5,356*	167161***	1886460***	10503882**	18536271***	69996138***
	Df	11	11	11	11	11	11	11	11
L x E x S	MS	2789683ns	0,042ns	8,583*	314631***	8096496***	83046499**	79654084***	281343616***
	Df	85	85	85	85	85	85	85	85
Error	Residual	26655720	0,346	29,174	38272	4760962	52543963	23714466	144424221

5. Capitulo 5. Consideraciones finales y conclusiones

La evaluación del desempeño de tres genotipos de guayaba en relación al ambiente local se realizó desde tres aproximaciones: la ecofisiología, la fenología reproductiva, y la composición bioquímica y compuestos bioactivos del fruto como la vitamina C. Estos aspectos permitieron establecer el comportamiento ecofisiológico de *Psidium guajava* en relación con el ambiente, la producción y la calidad para establecer la adaptabilidad de los genotipos a ambientes específicos.

Aunque se encontraron diferencias tanto en la respuesta de la tasa fotosintética como en el rendimiento de los genotipos de guayaba evaluados en los tres ambientes, las variables ecofisiológicas como A_{net} , g_s , UEA, A_{max} , F_v/F_m , $\phi PSII$, no estuvieron claramente correlacionadas con el rendimiento de los genotipos, el crecimiento del fruto y la composición bioquímica. Por esta razón se presentarán los principales resultados y conclusiones por separado. Sobre este aspecto ha habido mucho interés en el uso de la tasa fotosintética como índice potencial de crecimiento o producción de especies y genotipos de árboles. En este trabajo no se encontraron correlaciones entre la capacidad fotosintética y el crecimiento de frutos, la producción y la calidad, y aunque puede ser de interés, la desventaja es que las mediciones a corto término de la capacidad fotosintética no son siempre confiables para estimar el crecimiento potencial porque es necesaria información adicional sobre el patrón estacional de la fotosíntesis, la relación de la fotosíntesis con la respiración, la partición de fotoasimilados dentro del árbol y la cantidad de follaje producido. A pesar de estas dificultades para relacionar la capacidad fotosintética y el rendimiento, las mediciones de fotosíntesis son útiles en la selección de especies óptimas

para determinadas localidades, puede usarse como referencia para optimizar el uso del agua y la optimización en la captación de luz con tecnologías de poda.

Por otra parte, variaciones en la fotosíntesis por la planta puede estar relacionada con diferencias en las tasas de producción y retención de hojas, la absorción de radiación y arquitectura del dosel. En las zonas de Barbosa y Puente Nacional se presentó mayor radiación PAR y temperatura que en Vélez y es en estas dos localidades donde se registraron las mayores tasas fotosintéticas para la mayoría de genotipos de guayaba y también los mayores rendimientos. Bajo las condiciones de Vélez los tres genotipos presentaron menor capacidad fotosintética y rendimiento. Sin embargo, el comportamiento y en general la baja producción de guayaba en las diferentes localidades puede estar dada por la falta de manejo del cultivo en referencia a la arquitectura del dosel y la densidad de siembra, aspectos importantes para garantizar una mejor penetración de la radiación a diferentes niveles del dosel.

El cambio del clima y especialmente el fenómeno de “la Niña”, fue un elemento determinante en el estatus hídrico de la planta, en la intensidad y duración de eventos fenológicos y el rendimiento de guayaba en la zona de Santander. Por tal motivo es importante conocer el comportamiento fisiológico de estas especies frutícolas puesto que la adaptación de cultivos frente a la problemática del cambio climático varía entre regiones, y algunas opciones para sobrellevar el problema es la selección de variedades, nuevas variedades cultivables, y la modificación de prácticas agrícolas.

Psidiumguajava presenta gran sensibilidad estomática en respuesta a incrementos del DPV del ambiente, esta sensibilidad es mayor en el período de época seca comparado con el de época lluviosa; posiblemente el cierre estomático rápido es una estrategia para prevenir excesiva deshidratación y para el mantenimiento del estado hídrico de la planta.

Alto DPV del período de época seca causó menor efecto en el potencial hídrico en guayaba mostrando un ajuste de la especie para mantener altos potenciales hídricos,

posiblemente por tener características radicales favorables para extracción y transporte de agua en atmósferas limitantes.

Para las regiones donde se cultiva o donde se proyecta el cultivo de guayaba resulta útil conocer las diferencias fotosintéticas en períodos húmedos y secos a través del año como herramienta para el diseño específico de manejo del cultivo, en relación a riego, poda o selección de materiales.

El patrón de fotosíntesis diurna de guayaba difirió en relación a la localidad. En Barbosa y Puente Nacional que en promedio tienen mayor radiación y temperatura durante el día, la actividad fotosintética es alta solo en las primeras horas de la mañana (7:00-9:00 horas) disminuyendo a lo largo del día; en contraste en Vélez la fotosíntesis incrementa durante la mañana con un máximo al medio día. Estos resultados sugieren una gran capacidad de los árboles de guayaba para modular y compensar la fisiología en respuesta a las condiciones variables del ambiente.

El anterior patrón se relacionó con una disminución de la fotosíntesis neta menor o similar a la conductancia estomática durante horas de la mañana indicando limitación estomática. Sin embargo, el patrón se invierte durante la tarde indicando una posible fotoinhibición o alteraciones bioquímicas en este período del día.

En cuanto a las variaciones genotípicas, GV en Barbosa y RR en Vélez seguida de PN presentaron un mejor desempeño ecofisiológico teniendo en cuenta características como la capacidad fotosintética A_{max} , la bioquímica de la fotosíntesis y la fotoquímica. RB fue el genotipo con menor capacidad fotosintética en las tres localidades. El genotipo RB presentó mayor limitación bioquímica y menor adaptabilidad, especialmente en la localidad de Barbosa. Esta tendencia sugiere que los requerimientos de cada genotipo expresados en caracteres ecofisiológicos son distintos y muestran una aptitud de cada genotipo a ambientes específicos.

La actividad fenológica de guayaba sigue una oscilación anual relacionada con períodos húmedos y secos. La actividad reproductiva inicia con la producción de yemas durante el período seco de diciembre a febrero; la plena floración coincide con el primer período húmedo del año; la primera cosecha se desarrolla en la época seca de junio-julio y la cosecha principal se presenta en los meses de septiembre- noviembre. Esto indica que el período de crecimiento del fruto requiere un balance positivo de agua en la planta, pero las etapas finales de maduración del fruto se presentan en períodos menos húmedos.

Se presentó una asincronía en el inicio de fenofases principales como aparición de yemas y floración entre localidades. En Barbosa y Puente Nacional estos eventos iniciaron más temprano que en la localidad de Vélez, en consecuencia se presenta una diferencia temporal en el desarrollo del ciclo reproductivo; por otra parte, en Vélez el evento de producción de yemas es más largo, el cual puede tener relación con una menor temperatura media en esta localidad.

A pesar de existir un efecto del ambiente en el requerimiento térmico de cada fenofase en guayaba, este efecto no estuvo directamente relacionado con la altitud como era de esperarse, posiblemente un componente genético pueda estar influyendo en la adaptabilidad de los genotipos, que muestra eventos más rápidos o más lentos independientemente de la altitud; por ejemplo, RR en Vélez mostró un menor número de Grados Día para la mayoría de fenofases en comparación con lo encontrado bajo condiciones de Barbosa.

El crecimiento del fruto sigue un patrón sigmoideal simple en los tres genotipos de guayaba. El modelo logístico de tres parámetros pudo expresar adecuadamente el crecimiento del fruto de guayaba en función del tiempo, a partir del cual se pueden estimar parámetros como el peso máximo estimado y la tasa de crecimiento. En este sentido, GV puede alcanzar un mayor peso en Puente Nacional seguido de Barbosa, RB en Puente Nacional y RR en Puente Nacional seguido de Vélez. Comparando los resultados estimados de peso fresco máximo del fruto con los valores reales del peso del fruto obtenidos en el análisis del rendimiento encontramos diferencias que van desde 1.41% en

GV de Barbosa, 66.17% en RR de Vélez, 71.4% en GV de Puente Nacional y 82% en RB de Puente Nacional.

En términos generales, el genotipo con mayor producción promedio en las tres localidades durante los dos años de estudio fue Guavatá Victoria con 75,8 Kg/árbol, seguida de Regional Roja con 53 Kg/árbol, y la más baja producción se encontró en Regional Blanca con 25 Kg/árbol. Se destaca de Guavatá Victoria el potencial fisiológico que presenta (mayor tasa fotosintética y alto rendimiento) y las características físicas del fruto en cuanto a tamaño y peso bajo las condiciones de Barbosa, y de Regional Roja y Regional Blanca bajo las condiciones de Puente Nacional, las cuales podrían ser una buena alternativa para la producción con fines de consumo en fresco. Regional Roja de Puente Nacional y Guavatá Victoria de Barbosa presentaron los mayores rendimientos, en el primer caso por el número de frutos y en el segundo por el tamaño del fruto.

Los genotipos de guayaba estudiados presentaron mayor contenido de fructosa que otros cultivares en el neotrópico y más alto contenido de ácidos orgánicos especialmente succínico y cítrico.

La interacción genotipo por ambiente influyó sobre el contenido de ácidos orgánicos, el peso del fruto y el desarrollo del color, pero no en el contenido de azúcares.

Los factores ambientales asociados con una mayor altitud reducen el contenido de sacarosa en RQ y RR y el peso del fruto en GV, RQ y RR, pero incrementan el contenido de ácidos orgánicos y azúcares en GV, RQ.

RB en Barbosa y RQ en Vélez presentaron mayores contenidos de ácido Ascórbico como resultado de T° y HR más altas; sin embargo, la alta radiación limita el contenido de este ácido.

